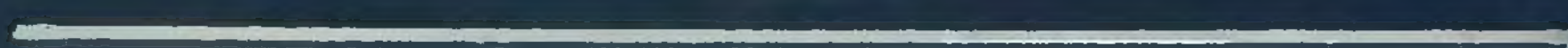
VISIT…

LANZAROTE
Caliente.COM

Е.Н. Панов

Гибридизация и этологическая изоляция у птиц



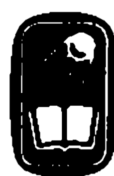


АКАДЕМИЯ НАУК СССР
ИНСТИТУТ ЭВОЛЮЦИОННОЙ МОРФОЛОГИИ
И ЭКОЛОГИИ ЖИВОТНЫХ ИМ. А. Н. СЕВЕРЦОВА

Е.Н. Панов

Гибридизация и этологическая изоляция у птиц

Ответственный редактор
академик
В. Е. СОКОЛОВ



МОСКВА
«НАУКА»
1989

УДК 589.2

Гибридизация и этологическая изоляция у птиц / Е. Н. Панов. М.: Наука, 1989. — 512 с. ISBN 5-02-005296-5

Книга посвящена эволюции сигнального поведения птиц и его роли в видообразовании. Рассматриваются поведенческие закономерности естественной гибридизации. Историко-методологический анализ путей развития эволюционной этологии раскрывает логику формирования новых идей и подходов в этой области. В работе обобщены собственные исследования автора по птицам Средней Азии, Сибири и Дальнего Востока, а также литературные данные по орнитофауне мира. Приводится аннотированный перечень всех изученных случаев межвидовой гибридизации птиц в природе.
Для зоологов, эволюционистов, этологов, экологов, систематиков.

Natural hybridisation and ethological isolation in birds / E. N. Panov. M.: Nauka, 1989.

This book deals with the theme of evolution of bird signal and communication behaviours and their role in speciation processes. Behavioural aspects of natural hybridisation is thoroughly discussed. Historico-methodological analysis of the transformation and development of evolutionary ethology reveals the logic of paradigm changes and of emergence of new ideas and approaches. Theoretic constructions is based on original field data gathered by the author during long-term studies of bird behavioural ecology in Soviet Central Asia, Siberia and Far East. The world literature on natural hybridisation and comparative biosystematics of birds compiled in form of annotated list of species pair known to hybridise in the wild. The book are addressed to evolutionists, scientists working in domain of behavioural disciplines, taxonomists and field ornithologists.

Рецензенты:
доктор биологических наук М. В. МИНА,
доктор географических наук Ю. Г. ПУЗАЧЕНКО

П $\frac{1907000000-382}{055(02)-89}$ 578-89

ISBN 5-02-005296-5

© Издательство «Наука», 1989

ОТ АВТОРА

В предлагаемой монографии рассматривается широкий круг вопросов, связанных с проблематикой сопряженной эволюции и эколого-этологических взаимоотношений генеалогически близких форм в классе Птиц. Работа по этой тематике была начата автором в 1960—1962 гг., когда в ходе круглогодичных стационарных исследований в Приморском крае были собраны материалы по сравнительной этологии и по экологическим взаимоотношениям большого числа близких видов птиц. Эти исследования (Панов, 1973а) проводились в канве построений классической этологии и на базе традиционной концепции изолирующих механизмов в духе воззрений Девида Лэка и Эрнста Майра.

Материалы, заставившие поставить эту исследовательскую программу под сомнение, получены в период с 1966 по 1986 г. За это время стационарными полевыми исследованиями были охвачены многие регионы в Закавказье, западном и восточном Прикаспии, Средней Азии, Западной Сибири, Алтае и Забайкалье. Для уточнения деталей географического распространения интересовавших нас форм были предприняты протяженные автомобильные маршруты в указанных регионах.

Помимо собственных материалов в монографии обобщены все оказавшиеся доступными сведения по гибридизации между заметно дивергировавшими формами птиц ранга мегаподвидов, полувидов и «хороших» биологических видов. Всюду, где это было возможно, феномен гибридизации рассматривался в сочетании с данными по этологии гибридизирующих форм. Результатом этой части работы явился аннотированный перечень ситуаций в зонах вторичного контакта, обнаруженных к настоящему времени в авифаунистических комплексах мира. Перечень построен таким образом, что (пользуясь предметным указателем) читатель сможет найти в нем конкретные подтверждения формулировкам, предложениям и гипотезам, высказываемым в основном тексте монографии.

При сборе полевых данных широко использовались методы картирования гнездовых участков и абсолютных учетов, а также индивидуальное мечение и опознавание птиц. Онтогенез видоспецифического поведения мы исследовали при содержании в неволе особей, взятых из гнезд птенцами. Наблюдения наговаривали на диктофон. Записи голосов птиц получены в основном с использованием портативного магнитофона Sony TC-800 (с полосой частот 50—13 000 Гц). Предварительная обработка больших блоков фонограмм проводилась при визуализации их на динамическом спектрографе «Спектр-1», а детальный анализ отдельных

фрагментов — на анализаторе Sona-Graph 7029 A фирмы Kay Electric с использованием широких фильтров. Систематизация поведенческих феноменов основывается на комбинаторно-иерархическом принципе их классификации (Панов, 1978). В основных зоологических хранилищах (коллекции ЗИН АН СССР, Зоомузея МГУ, Ташкентского ун-та и др.) проанализировано около 1 500 тушек птиц.

Мы пользуемся случаем выразить признательность за обеспечение наших полевых исследований коллективам лабораторий эволюции и кариосистематики ИЦиГ СО АН СССР во главе с Н. Н. Воронцовым и лаборатории биоакустики ИЭМЭЖ АН СССР во главе с Е. В. Романенко, Красноводского и Сюнт-Хасардагского заповедников. Среди коллег, непосредственно способствовавших сбору данных, назовем В. И. Васильева, Н. А. Андреева, Н. Н. Андрусенко, А. Д. Базыкина, Н. Ш. Булатову, М. В. Галиченко, В. И. Грабовского, Б. Н. Гурова, Б. М. Звонова, Л. Ю. Зыкову, Е. Ю. Иваницкую, В. В. Иваницкого, Г. Н. Костину, М. Д. Корзухина, А. П. Крюкова. Ряд важных неопубликованных сведений были предоставлены нам В. Н. Вепринцевым, О. В. Митропольским, Э. Р. Фоттелером, Ю. В. Мищенко, А. В. Матюхиным, С. Ю. Любущенко, А. Пукасом, Н. А. Формозовым. Неоценимую помощь в редактировании и подготовке рукописи оказала Е. Г. Потапова.

ВВЕДЕНИЕ

Одной из центральных тем эволюционной биологии на протяжении нескольких последних десятилетий является проблема формирования и поддержания межвидовых разрывов в ходе микроэволюции. В этой связи фундаментальный теоретический интерес представляет собой исследование природы барьеров нескрещиваемости, которые вслед за Т. Добржанским (Dobzhansky, 1937) и Э. Майром (1947, 1968, 1974) принято обозначать в качестве «изолирующих механизмов». По мнению ряда крупных эволюционистов, «...изучение видообразования в известном смысле есть не что иное, как изучение генетики и эволюции изолирующих механизмов» (Bush, 1975, с. 339).

Вместе с тем, несмотря на столь пристальный интерес биологов к данной проблеме, она в целом далека от решения. В наибольшей степени это касается вопроса о причинах становления так называемых прекопуляционных барьеров, среди которых, по общему мнению, ведущая роль принадлежит этологической изоляции. Если в отношении посткопуляционных барьеров многие исследователи согласны с тем, что они формируются как побочное следствие генетической дивергенции популяций еще в период их пространственной изоляции (Мглинец, 1977; Левонтин, 1978; Шварц, 1980; Гриценко и др., 1983), то в вопросе о прекопуляционных барьерах такое единство мнений отсутствует. Основная проблема здесь состоит в том, реален ли отбор на становление прекопуляционных барьеров в условиях формирующейся симпатрии или же они, подобно посткопуляционным, возникают как естественное следствие дивергенции по поведенческим признакам и в этом смысле не представляют собой специально выработанной адаптации.

Эта дилемма тесно связана с возможностью адекватного понимания другого фундаментального биологического феномена — гибридизации. Если исходить из всего строя концепции Э. Майра, отстаивающего адаптивность «изолирующих механизмов», гибридизация представляет собой результат их нарушения и, таким образом, есть негативное явление, связанное с «напрасной тратой гамет» и (или) с разрушением высоко интегрированных генных комплексов.

Однако возможен и другой взгляд на эволюционное значение гибридизации. Несомненно, что она увеличивает запас генетической изменчивости и генетическое разнообразие и, таким образом, должна рассматриваться в качестве «поставщика» эволюционного материала наравне с наследственной изменчивостью (рекомбинации, мутагенез и т. д.) (Мина, 1980; обзор см.: Рубцова, 1983). В последние годы все чаще подчеркивается важная роль гибридизации в качестве источника формообразования и фактора эволюции (Даревский, 1974; Darevsky, 1983). В этой связи поведение животных может представлять интерес не только как важнейший фактор репродуктивной изоляции, но и как способ проявления активности, выходящей за пределы видоспецифической нормы. Явление гибридизации, которое с позиций концепции Э. Майра об адаптивных изолирующих механизмах должно рассматриваться в качестве нежела-

тельных «сбоев», ошибок в выборе полового партнера, можно трактовать и иначе — как феномен межвидовой коммуникации, в известных случаях приводящий к основанию новой гибридной популяции с перспективными генетическими свойствами (Lewontin, Birch, 1966; Панов, 1983).

Огромные скрытые возможности гибридизации в сфере формообразования постоянно обращали на себя внимание и крупных биологов-теоретиков и селекционистов-практиков (Дж. Лотси, Б. Л. Астауров, Н. И. Вавилов, К. М. Завадский, М. М. Завадовский, М. Ф. Иванов, Г. А. Карпеченко, Е. Н. Синская и др.). В частности, выдающийся советский эволюционист А. С. Серебровский еще в 1935 г. разработал прекрасно обоснованную фактами программу «проектирования животных форм», заложив основу специальной науки, названной им «гибридагогией». К сожалению, эти идеи управления закономерностями морфогенеза, столь важные в практике народного хозяйства, до сих пор не получили должного развития. Однако можно надеяться, что метод гибридизации, давший столь полезные плоды в селекции растений (см., например, Карпеченко, 1971), в ближайшие годы займет свое достойное место и в животноводстве.

Одной из важнейших задач, которая неизбежно возникает в этой области деятельности, станет научная организация преодоления нескрещиваемости тех пород или видов, которые будут избраны селекционерами для своих целей. Здесь окажется необходимым глубокое понимание широкого круга явлений, связанных с факторами этологической изоляции, анализу которых и посвящена настоящая работа.

Конечная цель предлагаемого исследования состояла в том, чтобы понять общие принципы и пути эволюционных преобразований видовых систем сигнализации у птиц и показать двойственную роль их коммуникативного поведения: как необходимой предпосылки к гибридизации между популяциями высоких рангов на ранних этапах их дивергенции, с одной стороны, и как основы для поддержания автономности уже сформировавшихся видов в условиях симпатрии — с другой. Легко видеть, что суть возникающей здесь проблемы сводится к следующим двум вопросам: 1) на каком этапе постепенного процесса дивергенции отношения между дивергирующими популяциями в репродуктивной сфере меняют свой знак (от интегративных, ведущих к гибридизации, к дезинтегративным, выливающимся во взаимное избегание или в полную индифферентность между членами таких популяций и, как следствие, — в репродуктивную изоляцию); 2) каковы движущие силы такого рода преобразований.

Такая постановка проблемы требует решения ряда более частных задач теоретического, методологического и эмпирического характера. Основные из них сводятся к следующему:

1. Критически рассмотреть логическое основание традиционной концепции «изолирующих механизмов» и связанных с ней гипотез (таких, как гипотеза «смещения признаков») и проанализировать степень их соответствия полученным в последние десятилетия (в том числе — и автором) эмпирическим данным.

2. Оценить место гибридизации и этологической изоляции, как двух полюсов некоего континуума, среди других категорий межвидовых отношений.

3. Очертить границы применения самого понятия «этологическая изоляция» в сфере взаимоотношений между совместно обитающими популяциями высоких рангов.

4. Выяснить реальность категориальных различий между явлениями «дивергенции поведения» и «этологической изоляции» и в случае существования таких различий установить их суть.

5. На основе сравнительного анализа поведенческих различий между гибридизирующимися (широко или ограниченно) популяциями высоких рангов, с одной стороны, и между полностью репродуктивно изолированными «близкими» симпатрическими видами, — с другой, установить степень этологических различий, необходимых и достаточных для поддержания жесткой репродуктивной изоляции.

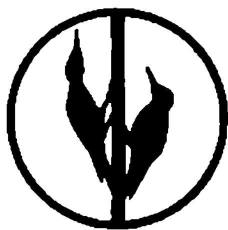
6. Обсудить гипотезы по вопросу о том, формируются ли такие различия до момента вступления видов во вторичный контакт или же прогрессирующее усиление несходства по этологическим признакам возможно в ходе сопряженной эволюции видов в условиях их симпатрии.

7. Проанализировать роль поведенческих факторов и закономерностей в возникновении и в дальнейшей судьбе гибридных популяций.

8. Рассмотреть возможную роль интрогрессивной гибридизации в дальнейших эволюционных преобразованиях поведения и тесно взаимосвязанных с ним структур («опознавательных признаков» — таких, например, как окраска оперения) в популяциях гибридогенного происхождения.

1 ГЛАВА

РЕПРОДУКТИВНАЯ ИЗОЛЯЦИЯ И ГИБРИДИЗАЦИЯ: КРАТКАЯ ИСТОРИЯ И СОВРЕМЕННОЕ СОСТОЯНИЕ ПРОБЛЕМЫ



Наряду со случаями полной изоляции между контактирующими популяциями, с одной стороны, и случаями их неограниченного скрещивания, — с другой, в природе существует вся гамма промежуточных ситуаций (частичная изоляция с ограниченной гибридизацией). Таким образом, репродуктивная изоляция и гибридизация — это две стороны одного явления, почему их и необходимо рассматривать в тесном диалектическом единстве противоположностей.

1.1. Определение основных понятий

1.1.1. Взаимодействующие популяции

Когда в зоне вторичного контакта двух популяций возникает гибридизация, встает вопрос о таксономическом ранге тех биологических общностей («популяционных систем»; Грант, 1980; «популяций высоких рангов»; Мина, 1980), к которым принадлежат контактирующие популяции. Частота скрещиваний и интенсивность обмена генами могут быть в таких случаях совершенно различными — от единичных актов гибридизации до интрогрессии. В таксономии традиционной (линнеевской) для описания этого континуума событий формально существуют всего лишь две дискретные категории, позволяющие обозначать ситуацию либо как контакт подвидов, либо как контакт видов.

В последнее время неоднократно предпринимались попытки построить более дробную шкалу градаций, которая смогла бы полнее отобразить все разнообразие связей и взаимоотношений между родственными популяциями высоких рангов — включая сюда и ситуации в зонах их вторичного контакта. В этих попытках исследователи явно или неявно пользуются по крайней мере четырьмя критериями: 1) характер пространственных отношений между популяциями высоких рангов (аллопатрия, парапатрия, семисимпатрия-симпатрия); 2) присутствие или отсутствие потока генов между такими популяциями и степень размаха гибридизации в случае ее существования; 3) уровень дивергенции популяций высоких рангов (морфологическая, экологическая, этологическая и биохимическая дивергенция); 4) характер конкурентных отношений между популяциями в зонах вторичного контакта (биотопическая и пищевая конкуренция) (см.: Haffer, 1986a).

Как следует, в частности, из процитированного обзора Ю. Хаффера, таксономические решения в «новой систематике» принимаются в подавляющем большинстве случаев с учетом первых двух критериев, тогда как два других выполняют, в общем, подсобную роль. Причина этого очевидна:

обычно мы располагаем относительно полной информацией об ареалогических взаимоотношениях интересующих нас популяций высоких рангов и коллекционными материалами, позволяющими приближенно оценить возможности обмена генами между этими популяциями. Что же касается вопроса о степени дивергенции таких общностей и об их экологических отношениях в зонах контакта, то тут требуются специальные углубленные исследования, в настоящее время весьма немногочисленные.

Картина разрабатываемой при таком подходе классификации дана на рис. 1. Можно видеть, что эта классификация бесспорно полезна эвристически, поскольку дает возможность дифференцировать обширную сферу реальности, остающуюся аморфной при традиционном подходе, оперирующем всего двумя альтернативными категориями (вид — подвид). В то же время обсуждаемая классификация имеет по крайней мере два крупных недостатка. Первый из них можно рассматривать как формально-логический дефект классификации: она, по существу, включает в себя не один, как следовало бы, а два ряда категорий, причем эти ряды, будучи в известной степени параллельными, отнюдь не конгруэнтны друг другу. Один ряд построен на основе топологических критериев (синвиды — паравиды — алловиды), второй — с использованием критерия «изоляция—гибридизация» (хорошие виды — полувиды — мегаподвиды — подвиды). При этом хорошие виды могут быть как синвидами, так и паравидами (и даже алловидами), полувиды — паравидами и синвидами (если их ареалы достаточно широко перекрываются), и т. д.

Второй недостаток классификации состоит в том, что она по ряду причин плохо выполняет свою главную функцию номинации, т. е. присвоения определенных наименований определенным классам объектов. Сказанное легко проиллюстрировать теми трудностями, которые возникают при попытке присвоить тот или иной таксономический ранг (подвиды — мегаподвиды — полувиды) двум контактирующим популяциям, хорошо дифференцированным морфологически и в то же время широко гибридизирующим друг с другом. Анализ литературы (Short, 1969a; Amadon, Short, 1976; Haffer, 1986a) показывает, что разграничение категорий «подвид» — «мегаподвид» — «полувид» основано отчасти на чисто субъективных суждениях об уровне морфобиологической дивергенции сравниваемых популяций, отчасти — на лишенных какой-либо строгости оценках степени обмена генами между данными популяциями. Чтобы убедиться в сказанном, сопоставим рекомендуемые в новейшей литературе определения мегаподвида и полувида:

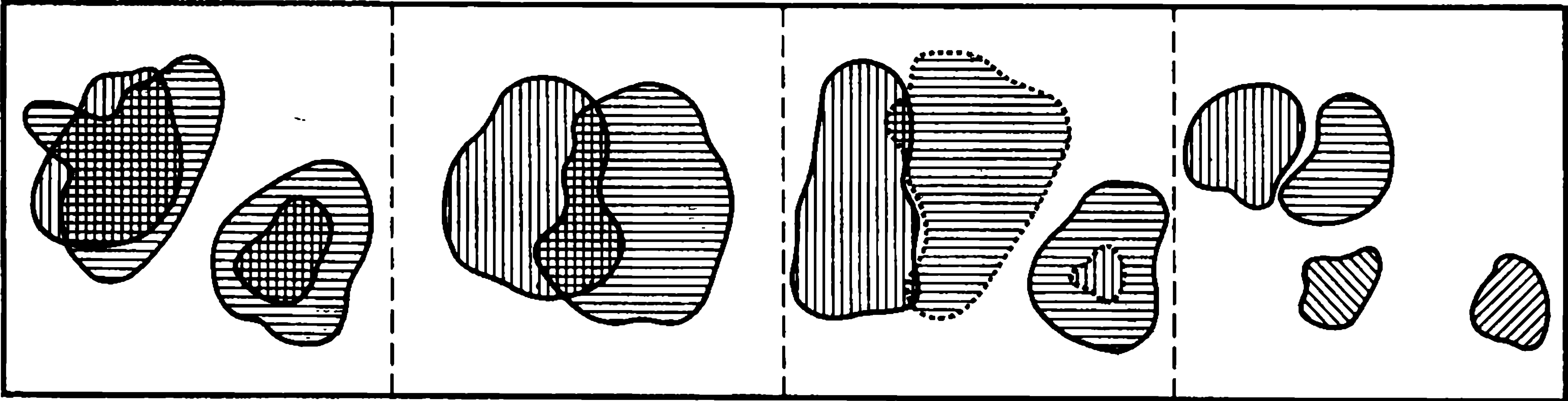
Мегаподвид

Таксон или кластер таксонов (сгруппированных в пространстве, «группа подвидов». — *Е. П.*), *почти достигший статуса биологического вида.* Вступая во вторичный контакт, мегаподвиды формируют узкую гибридную зону, в которой фенотипы родительских форм утрачены или составляют менее 5% (каждый? — *Е. П.*)[1].

Полувид

Таксон, *более продвинутый по пути* (морфобиологической. — *Е. П.*) *дифференциации по сравнению с мегаподвидом.* Два полувида при вторичном контакте формируют зону перекрывания и гибридизации (именуемую также зоной парапатрической гибридизации), в которой родительские фенотипы составляют более 5% (каждый?). Таксономически полувид имеет статус биологического вида (подобно алловидам и паравидам)

[1] По этому поводу в разных источниках имеются разночтения (сравни: Short, 1969a и Haffer, 1986a, с. 178).



	Симпатрия	Семисимпатрия	Парапатрия	Аллопатрия
Полная репродуктивная изоляция	1. Синвиды/транссекторы / Виды		2. Паравиды/парасекторы / Виды	3. Алловиды/аллосекторы / Виды или подвиды?
Эпизодическая (случайная) гибридизация	4. Случайная симпатрическая гибридизация; Синвиды/трансекторы / Виды	Случайная гибридизация в зоне перекрывания ареалов	5. Случайная гибридизация при парапатрии; Паравиды/парасекторы / Виды или полувиды	6. Случайная аллопатрическая гибридизация; Алловиды/аллосекторы / Подвиды или виды?
Регулярная ограниченная гибридизация	7. Зона перекрывания ареалов с гибридизацией; —/транссекторы / Полувиды		8. Регулярная гибридизация при парапатрии; —/парасекторы / Полувиды	9. Регулярная гибридизация при алло- или аллопарапатрии; —/аллосекторы / Полувиды
Массовая (интрогрессивная) гибридизация	10. Скопление гибридов; Квазивиды / Подвиды/??	11. Широкая гибридная зона; Члены былого единого вида (ex-conspecies): Подвиды	12. Узкая гибридная зона; Мегаподвиды	13. Гибридная популяция в ареале одной из двух аллопатрических близкородственных форм; Полувиды

Курсивом выделены эмпирически не проверяемые суждения, разрядкой — оценки концентрации родительских фенотипов, не дающие универсальной шкалы для определения истинного размаха гибридизации (см. 1.1.3).

Таким образом, приходится признать, что достаточно строгое и однозначное разграничение ситуаций «контакт мегаподвидов» и «контакт полувидов» невозможно, так что категории мегаподвид и полувид не операциональны в плане построения сколько-нибудь универсальной таксономической матрицы. Более того, монотипический мегаподвид есть, по существу, не что иное, как «резко обособленный подвид» в линнеевской таксономии. С другой стороны, практика присвоения формального ранга вида таксонам, которые «фактически» представляют собой полувиды, стирает грань между собственно «видом» (как он понимается в биологической концепции Э. Майра) и таксонами более низких рангов. В итоге мы видим, что рассматриваемая шкала «подвид — мегаподвид — полувид — вид» оказывается квазидискретной, допускающей весьма вольное обращение с ней в практике работы таксономиста. По существу, серьезные сложности возникают зачастую не только при попытках дифференцировать всевозможные «промежуточные» ситуации (такие, например, как мегаподвид и полувид), но даже крайние звенья ряда — именно, подвид и вид. На это в свое время указывал Ч. Дарвин (1939, с. 304), а сегодня становятся понятными и методологические причины возникающих здесь трудностей. Как показал недавно Ю. Хаффер (Haffer, 1986а), существует по крайней мере 4 концепции вида, в каждой из которых нижняя граница «вида» (отделяющая его от таксонов субвидового уровня) проводится в соответствии с совершенно различными принципами [2].

Рис. 1. Терминология, используемая в классификациях взаимоотношений близкородственных форм с учетом двух параметров: пространственных отношений и степени «генетической» (по существу — морфологической) дифференциации

В каждой клетке над чертой — наименование форм по характеру их пространственных (или генеалогических — в случае ex-conspecies) отношений; под чертой — по степени дифференциации.

Термины предложены следующими авторами: синвид (synspecies) — Sudhaus, 1984; паравид (paraspecies) — Prigogine, 1980; алловид (allospecies) — Amadon, 1966; транссектор, парасектор и аллосектор (Transsektor, Parasektor, Allosektor) как члены «круга форм» (Formenkreis) — Eck, 1978; полувид (semispecies) — Mayr, 1940; былой единый вид (ex-conspecies) — Степанян, 1970; о квазивидах (quasispecies) см.: Haffer, 1986, с. 175.

Примеры обозначенных на рисунке ситуаций из фауны СССР: *1* — болотная гаичка и пухляк (Parus palustris, P. montanus); *2* — обыкновенный и пятнистый сверчки (Locustella naevia, L. lanceolata); *3* — европейский и китайский белые аисты (Ciconia ciconia, C. boyciana); *4* — деревенская и городская ласточки (Hirundo rustica, Delichon urbica); *5* — обыкновенная и бухарская синицы (Parus major, P. bokharensis); *6* — даурская и японская желтоспинные мухоловки (Ficedula zanthopygia, F. narcissina); *7* — мухоловки пеструшка и белошейка (Ficedula hypoleuca, F. albicollis); *8* — белая и маскированная трясогузки (Motacilla alba, M. personata); *9* — европейский и даурский жуланы (Lanius collurio, L. isabellinus speculigerus); *10* — обыкновенная и пепельная чечетки (Acanthis flammea, A. hornemanni; скопление гибридов в Норвегии); *11* — каменки испанская и плешанка (Oenanthe hispanica, O. pleschanka); *12* — черноголовая и желчная овсянки (Emberiza melanocephala, E. bruniceps); *13* — европейский и туркестанский жуланы (Lanius collurio, L. phoenicuroides) в Приаралье

[2] Это «биологическая концепция» Э. Майра, эволюционная (Wiley, 1978), филогенетическая (Cracraft, 1983) и зоогеографическая (Eck, 1978). Эволюционная и филогенетическая концепции основаны в конечном счете на представлениях о первостепенной важности морфобиологической специфики популяций высоких рангов («морфологическая концепция вида» по Майру). Наиболее узкая трактовка вида характерна для филогенетической концепции, наиболее широкая — для зоогеографической, использующей понятие «круг форм» (Formenkreis). Близкие термины «круг форм» и «зоогеографический вид»

Все сказанное делает понятным и объективно неизбежным отсутствие единства мнений в оценках числа «видов» в пределах той или иной таксономической группы, той или иной региональной фауны и орнитофауны мира в целом (см., например, Карташев, 1974). Такая ситуация не является, как часто считают, только результатом неполноты наших знаний и несовершенства применяемых классификаций. Она есть естественное отражение специфики эволюционного процесса: постепенности хода видообразования, неравномерности эволюционных преобразований в разных группах организмов и т. д. Неудивительно поэтому, что оказываются несбыточными многократно возникавшие надежды найти универсальный и «строго объективный» критерий вида (например, с применением методов биохимической генетики и вычисления генетических дистанций между популяциями высоких рангов — см. 1.3).

Одной из серьезных помех на пути создания строго формализованной таксономии (призванной однозначно разграничить вид как основополагающую структурную единицу живого и прочие популяции высоких рангов, «не достигших видового уровня») служит явление отдаленной гибридизации в природе. Все ограничения господствующей «биологической концепции вида», основанной на критерии репродуктивной изоляции, становятся очевидными при рассмотрении так называемых «квазивидов». Они полностью репродуктивно изолированы в одних районах совместного обитания, но широко гибридизируют в других. При этом в зонах гибридизации («скоплений гибридов») формируются популяции с новыми морфобиологическими свойствами, которые при известных условиях могут дать начало новым видам [3] гибридогенной природы. Формообразование (видообразование) на основе «межвидовой» гибридизации плохо согласуется с самими основами биологической концепции вида.

В интерпретациях собственных данных (главы 3 и 4) мы сочли возможным широко использовать лишь часть тех терминов, которые предлагаются для обозначения популяций высоких рангов. Мы избегали понятия «паравид», поскольку в рассмотренных нами случаях не всегда удается разграничить истинную парапатрию, аллопатрию (сближение ареалов двух близкородственных форм без непосредственного их тесного контакта) и зачаточную семисимпатрию (небольшое перекрывание ареалов). Вообще можно полагать, что парапатрия в строгом смысле слова — это скорее топологическая абстракция, поскольку вдоль воображаемой линии соприкосновения двух ареалов всегда имеются лакуны, не заселенные ни одной из контактирующих форм, и более или менее обширные зоны дисперсии особей каждой из двух форм в ареал другой. Когда в подобных случаях имеет место гибридизация, она обозначается нами как гибридизация в условиях алло-парапатрии (рис. 1).

Мы по возможности избегали пользоваться понятием «мегаподвид», поскольку, как было сказано выше, критерии для отделения этой катего-

---

обозначают конгломераты географически викариирующих (алловиды, паравиды), подчас — и семисимпатрических близких форм, как репродуктивно изолированных друг от друга («хорошие» виды), так и связанных потоками генов (полувиды). Например, круг форм Lanius cristatus включает в себя полувиды L. collurio и L. isabellinus, семисимпатричные с ними L. cristatus и L. vittatus, а также аллопатричные по отношению к названным формам L. collurioides (алловид в паре с L. vittatus) и L. gubernator (Eck, 1973a; см. 3.3). Входящие в «круг форм» политипические виды (такие, например, как L. cristatus) обозначаются как «секторы». См. также рис. 1 и сноску [6] к данной главе.

[3] Речь идет о «видах» в понимании приверженцев филогенетической и эволюционной концепций, в рамках которых репродуктивная изоляция не является необходимым критерием вида (см. сноску [6]).

рии от резко дифференцированных подвидов, с одной стороны, и от полувидов, — с другой, выглядят весьма ненадежными. Зоны контакта и гибридизации описываются в этой работе либо как контакт полувидов, либо как контакт видов. Разграничение последних двух ситуаций проводилось не столько на основе имеющегося размаха гибридизации, сколько с учетом уровня дивергенции контактирующих форм. Иными словами, в основе наших номенклатурных решений лежала скорее морфологическая, чем биологическая концепция вида.

1.1.2. Изолирующие барьеры

При обсуждении проблем генезиса и эффективности репродуктивной изоляции в литературе широко используется введенный Т. Добржанским (Dobzhansky, 1937) термин «изолирующие механизмы». Э. Майр (1968, 1974) определяет их как «. . .*специальные приспособления*, поддерживающие разрывы между видами» (курсив мой. — *Е. П.*). Поскольку гибридизация, как следует из общих соображений, способна разрушить интегрированные генетические системы взаимодействующих популяций, «функция изолирующих механизмов заключается в предотвращении такого разрушения и в сохранении целостности генетической системы вида» (1968, с. 100). Акцентируя адаптивный характер изолирующих механизмов, Э. Майр неоднократно говорит о «напрасной трате гамет», о «напрасном ухаживании» с участием неконспецифических особей и т. д. в случае отсутствия таких механизмов.

Как мы полагаем, данная концепция имеет целый ряд слабых мест. Основное противоречие сводится к следующему. «Изолирующие механизмы» в рассматриваемой концепции есть феномен приспособительного характера. Коль скоро это касается как прекопуляционных, так и посткопуляционных барьеров, и те и другие должны совершенствоваться отбором. Однако из слов самого Э. Майра можно заключить, что принцип действия отбора ясен лишь в случае формирования прекопуляционных механизмов, тогда как посткопуляционные могут совершенствоваться отбором лишь «косвенным путем» (каковы эти пути, автор не указывает).

На основе имеющихся данных складывается впечатление, что посткопуляционные барьеры чаще всего формируются как побочный результат генетической дивергенции популяций в период географической изоляции, до их вступления во вторичный контакт (Заславский, 1963; Левонтин, 1978; Шварц, 1983; и др.). Таким же путем могут формироваться и прекопуляционные барьеры (Гриценко и др., 1983). Из этого следует, во-первых, что посткопуляционные барьеры не являются (по крайней мере, как правило) «специальными приспособлениями» для устранения гибридизации и, во-вторых, что таковыми могут не являться и прекопуляционные барьеры. Следовательно, к подобным случаям не приложимо и понятие «изолирующие механизмы» в том его содержании, которое вкладывается в него Э. Майром.

Концепция изолирующих механизмов Э. Майра имеет явный налет телеологизма. «Когда все другие изолирующие механизмы оказываются недейственными, природа имеет еще один, последний козырь — понижение плодовитости (гибридов. — *Е. П.*)» (Майр, 1947, с. 390). Хотя это, несомненно, метафора, она хорошо отражает самую суть концепции (именно финализм) и, кроме того, будучи метафорой, успешно апеллирует к обыденному сознанию, чуждому диалектике эволюционного процесса.

Возвращаясь к понятию «изолирующие механизмы», необходимо подчеркнуть, что сфера его приложения явно выходит за пределы компетенции термина в его первоначальном смысле. Сейчас этот термин используется многими просто для обозначения всех изолирующих преград — независимо от способа их становления (см., например, Крюков, 1982). Мы полагаем, что для обозначения всех без исключения способов предотвращения обмена генами между двумя популяциями полезнее в настоящее время использовать более нейтральные термины, не нагруженные a priori информацией о возможных (но далеко не доказанных) путях генезиса этих преград. В этом смысле можно говорить о «препятствиях» к успешному скрещиванию (Серебровский, 1935), о разных формах «изоляции» (Тимофеев-Ресовский и др., 1969), об «изолирующих факторах» и «изолирующих барьерах» (термины, принятые в настоящей работе). Вместе с тем термин «изолирующие механизмы» полезно оставить для тех случаев, когда в соответствии с концепцией Э. Майра будет надежно аргументировано становление тех или иных изолирующих барьеров под действием естественного отбора.

Универсальное использование понятия «изолирующие механизмы» для всех без исключения форм репродуктивной изоляции или не соответствует его первоначальному содержанию (см., например, Brush, Johnson, 1976, о «преадаптивных изолирующих механизмах») или таит в себе опасность заранее дать ответ на один из наиболее спорных вопросов о генезисе изолирующих барьеров.

1.1.3. Гибридизация

Понятие «гибридизация» может использоваться в широком и узком смысле. В первом случае под это понятие подпадает весьма широкий круг явлений — от скрещивания двух генетически несходных особей, принадлежащих к одной популяции, до обмена генами между популяциями, принадлежащими к таксонам ранга трибы, семейства и т. д.

При обсуждении эволюционных аспектов естественной гибридизации желательно сузить это понятие, ограничив его применение тем кругом явлений, которые имеют непосредственное отношение к проблемам изоляции и видообразования. Здесь возникает соблазн выделить в качестве наиболее важной категорию «межвидовой» гибридизации (см., например: Рубцова, 1983). Однако, как указывали многие авторы (Серебровский, 1935; Майр, 1968; Шеппард, 1970; Карпеченко, 1971; Грант, 1980), несовпадение объема таксономического и биологического вида (см. 1.1.2) не позволяет провести однозначную границу между «внутривидовой» и «межвидовой» гибридизацией. Чтобы избежать порочного круга, к которому ведет включение термина «вид» в определение гибридизации, предлагали говорить о «субгибридизации», «собственно гибридизации» и «ультрагибридизации» (Серебровский, 1935), о «близкой» и «отдаленной» гибридизации (Карпеченко, 1971) и т. д. Э. Майр предлагает понимать под гибридизацией скрещивание между особями, принадлежащими к несходным природным популяциям, вступившим во вторичный контакт. По его мнению, такая ситуация возможна при взаимодействии биологических общностей, рассматриваемых в таксономии как в качестве подвидов, так и в качестве видов.

В настоящей работе мы определяем гибридизацию как скрещивание особей, принадлежащих к разным популяциям, если между последними

в норме имеется хиатус по каким-либо морфологическим признакам, будь то размеры, окраска или кариотипы. Следуя терминологии Г. Д. Карпеченко, далее можно говорить о конгруэнтных и инконгруэнтных скрещиваниях. В первом случае гибридизация идет без понижения жизнеспособности и фертильности гибридов, во втором гибриды бесперспективны в качестве производителей потомства.

Коль скоро при конгруэнтных скрещиваниях теоретически возможен дальнейший обмен генами между контактирующими популяциями (за счет обратных скрещиваний), в этих случаях реально включение генов каждой из взаимодействующих популяций в генный фонд другой. Это явление было названо «интрогрессией» (см.: Майр, 1968, с. 101). Следует заметить, что в силу многих трудностей, связанных с распознаванием ситуаций «обмена генами» и «интрогрессии», последний термин некоторые авторы (Meise, 1975) считают излишним.

Гибридизация между двумя (или более) контактирующими популяциями высоких рангов может иметь «дисперсный», нерегулярный характер (единичные акты гибридизации в пределах обширной области парапатрии, семисимпатрии или симпатрии) либо выступает в качестве устойчивого феномена, характерного для некоторых или для всех без исключения зон контакта данных популяций. У птиц с их высокой подвижностью гибридизация может иметь место не только в ситуациях (семи)симпатрии и парапатрии, но и при аллопатрии. В итоге, взяв за основу 3 грубые градации интенсивности потока генов между контактирующими популяциями (единичные случаи гибридизации, широкая гибридизация, полная интрогрессия), мы получаем 10 вариантов взаимоотношений гибридизирующих популяций (рис. 1, позиции 4—13).

Существенно упростив картину, Л. Шорт (Short, 1969a) попытался свести все разнообразие такого вида ситуаций к 4 эталонным типам, рекомендовав при этом соответствующие таксономические диагнозы для обозначения статуса контактирующих форм:

1. Случайная симпатрическая гибридизация. Ареалы взаимодействующих популяций широко перекрываются, промежуточные (гибридные) фенотипы встречаются в пределах всей зоны перекрывания с одинаково низкой частотой порядка 1—10 % от общей численности родительских популяций. Поскольку, как полагают, изолирующие барьеры в таких ситуациях вполне надежны, родительские формы заслуживают статуса «хороших» видов.

2. Зона перекрывания (ареалов) с гибридизацией. Ареалы взаимодействующих популяций перекрываются лишь своими краевыми участками (семисимпатрия). Зона перекрывания может иметь разную протяженность вдоль линии контакта взаимодействующих популяций (максимально до 1 тыс. км) и разную ширину (от нескольких десятков до 400 км). Соответственно можно говорить о больших и широких зонах перекрывания и гибридизации, маленьких и узких и т. д. Доля фенотипических гибридов в разных случаях колеблется от 11 до 95 % смешанной популяции. Изолирующие барьеры неэффективны, но, как полагают, не исключено их дальнейшее усовершенствование [4]. Родительские формы предлагается

---

[4] Это допущение основано на факте присутствия в смешанной популяции фенотипически чистых особей обеих родительских форм, что в принципе допускает возможность положительного ассортативного скрещивания. Если при этом отбор работает против гибридов, возможно поступательное совершенствование изолирующих барьеров. Легко, однако, видеть, что здесь слишком много гипотетичного, не говоря уже о том, что фенотипически

рассматривать в качестве полувидов, придавая им в таксономических перечнях статус линеевских видов.

3. Гибридные зоны могут иметь разную протяженность в длину (максимально — свыше 2 тыс. км) и разную ширину (от 15 до 300 км). Отличие от предыдущей ситуации состоит в том, что фенотипические гибриды составляют от 96 до 100 % смешанной популяции. В итоге ареалы родительских форм разделены, по существу, ареалом гибридной популяции, т. е. могут рассматриваться в качестве аллопатрических. Однако коль скоро ареал гибридной популяции обычно несопоставимо мал по сравнению с ареалами родительских форм, здесь можно говорить о парапатрии, обозначая гибридную зону как «парапатрическую» [5].

Таксономически контактирующие популяции обозначаются как подвиды (если уровень их морфологической дивергенции невысок) или как мегаподвиды (при значительном уровне дивергенции). Выбор в этой альтернативе упрощается, если контактирующие популяции высоких рангов дифференцированы внутри себя, так что каждая (или по крайней мере одна из них) выступает в качестве «группы подвидов». В этом случае ситуация с полным основанием должна описываться как контакт двух (или более) мегаподвидов (см.: Amadon, Short, 1976; Haffer, 1986a).

4. Скопление гибридов определено как «гибридная популяция большего или меньшего размера, почти или полностью изолированная (пространственно. — *Е. П.*) от популяций родительских форм» (Short, 1969a). В качестве примера этот автор приводит островную стабилизированную гибридную популяцию Acanthis flammea×A. hornemanni в Исландии. Следует, однако, заметить, что ситуация типа скопления гибридов наблюдается и при отсутствии внешних барьеров между гибридной популяцией и популяциями обеих родительских форм (сравни взаимоотношения тех же видов в Норвегии и Швеции: Harris et al., 1965; Nyström, Nyström, 1987). Вполне обычны случаи высокой концентрации гибридов на краю ареала одной из родительских форм при полном или практически полном отсутствии здесь особей второй родительской формы (см., например: Крюков, 1977; Strang, 1977; настоящая работа, 3.3—3.5).

Оценка таксономического статуса симпатрических форм, дающих локальные скопления гибридов, наиболее затруднительна, поскольку в других зонах контакта они надежно изолированы друг от друга (Short, 1969a). В зоогеографической концепции вида такие формы обозначаются (как и хорошие симпатрические виды) термином «транссекторы», а таксономически рассматриваются в качестве подвидов, что совершенно не приемлемо в рамках биологической концепции вида. Здесь для них предложен термин «квазивиды», указывающий на якобы незавершенный процесс видообразования в подобных случаях. С этим трудно согласиться, имея в виду такие, например, локально гибридизирующие таксоны, как серебристая чайка Larus argentatus и бургомистр L. hyperboreus (Ingolfsson, 1970; Spear, 1987). Едва ли можно сомневаться в том, что здесь мы имеем дело с весьма далеко дивергировавшими генетическими системами (см.: Goethe, 1982).

Номенклатурные трудности возникают и при попытках однозначно оце-

---

чистые особи при наблюдаемом широком размахе гибридизации могут быть представлены в основном или всецело носителями гибридных генотипов.

[5] Следует, однако, учитывать, что гибридная зона не имеет резких границ. Поэтому приходится выделять собственно «гибридную зону» и зону интрогрессии, в которой прослеживается влияние гибридизации на «чистые» популяции родительских форм. Ширина зоны интрогрессии существенно превышает ширину собственно гибридной зоны (см.: Hubbard, 1969; Short, 1972a, б; обзор: Meise, 1975, с. 200).

нить таксономический статус форм, гибридизация между которыми в разных зонах контакта по-разному локализована в пространстве и имеет разный размах (зона перекрывания с гибридизацией, гибридная зона, скопления гибридов).

Все это приводит к заключению, что схему Л. Шорта, при всей ее четкости и логичности, очень трудно использовать в качестве универсальной матрицы для классификации явлений отдаленной естественной гибридизации. Как инструмент классификации эта схема должна давать стандартные оценки, пригодные для сопоставления размаха гибридизации между парами форм, относящимися к разным, в том числе и филогенетически удаленным друг от друга таксонам (например, к Non-Passeriformes и Passeriformes). Между тем доля фенотипических гибридов в смешанных популяциях не может служить основой для таких стандартных оценок. Например, при сравнении размаха гибридизации между формами А и Б, с одной стороны, и формами В и Г — с другой, степень интрогрессии может быть фактически одинаковой, однако доля выявляемых наблюдателем «гибридов» будет выше в смешанной популяции тех двух форм, которые разнятся друг от друга большим числом диагностических признаков (подробности см.: Панов, 1987, с. 230—233). Другим недостатком схемы Л. Шорта является то, что она не покрывает собой всего разнообразия интересующих нас ситуаций, отображенных на рис. 1.

Ввиду того, что такие категории в схеме Л. Шорта, как «зона перекрывания и гибридизации», «гибридная зона» и «скопление гибридов», в приложении к реальным ситуациям зачастую оказываются трудно различимыми (из-за неполноты наших знаний по поводу генетической структуры анализируемых гибридных популяций или по другим причинам), некоторые авторы предпочитают пользоваться общим термином «гибридная зона», охватывающим все разнообразие гибридных популяций (см., например: Meise, 1975; Rising, 1983a). С этим можно согласиться, поскольку лишь немногие из детально изученных природных ситуаций удается с полным основанием поместить в категории 2, 3 или 4 схемы Л. Шорта.

1.2. Естественная гибридизация у птиц

Явление гибридизации открывает широкие перспективы для изучения природы изолирующих барьеров, их происхождения и развития (Синская, 1948). По мнению Э. Майра (1968), при изучении гибридизации имеет смысл сосредоточить внимание на следующих вопросах общебиологического значения:

1. Какова степень распространения гибридизации в разных группах животных?

2. Какое влияние гибридизация оказывает на внутривидовую изменчивость и на структуру видов?

3. Какова роль гибридизации в видообразовании и эволюции?

Ниже мы попытаемся рассмотреть возможные ответы на эти вопросы в свете данных, накопленных к настоящему времени в отношении класса Птиц.

1.2.1. Естественная гибридизация у птиц и факторы, влияющие на оценку распространенности этого явления

Неоднократно высказывалось мнение, что гибридизация в классе Птиц — явление сравнительно редкое, в отличие, скажем, от рыб. Однако до недавнего времени такого рода оценки не имели под собой никаких фактических оснований. Без целенаправленного анализа имеющихся данных невозможно было даже приблизительно судить о размахе отдаленной естественной гибридизации в разных классах позвоночных.

Первая серьезная попытка количественной оценки этих явлений в классе Птиц принадлежит В. Майзе (Meise, 1975). В этой работе сведены данные об известных к тому времени гибридных популяциях, возникающих на стыках ареалов резко дифференцированных форм, будь то географические расы (подвиды), общности типа мегаподвидов («групп подвидов») или же формы, имеющие ранг таксономических видов. По заключению В. Майзе, в мировой фауне птиц имеется 177 комплексов, члены которых связаны гибридными зонами (включая сюда истинные «гибридные зоны» и «зоны перекрывания и гибридизации» — см. 1.1.3). В целом в такого рода гибридизацию так или иначе вовлечены, по оценкам В. Майзе, 198—239 видов, что составляет около 2 % от числа рецентных видов птиц. Доля гибридизирующих видов неодинакова в разных зоогеографических областях. Она минимальна в тропиках и достигает 6 % в Голарктике, наиболее полно изученной фаунистически.

Более детальный анализ первичных данных, обобщенных в работе В. Майзе, приведен в табл. 1. Прежде всего можно видеть, что среди рассмотренных им ситуаций преобладают зоны контакта форм ранга подвидов (всего 50 %; для Non-Passeriformes — 43,7 %, для Passeriformes — 52,1 %). Зоны контакта и гибридизации таксономических видов составляют соответственно 15,0, 11,3 и 16,3 %. Следует, однако, заметить, что В. Майзе склоняется к широкой трактовке объема вида (концепция политического вида). Поэтому в его работе многие формы, которые в рамках этой концепции рассматривались как подвиды или группы подвидов (мегаподвиды), в соответствии с новыми тенденциями в таксономии заслуживают статуса полувидов (т. е. таксономических видов). С учетом такого рода форм, возведенных в ранг таксономических видов квалифицированными систематиками, число гибридизирующих «видов» в перечне В. Майзе вырастает до 157. Они формируют около 90 зон вторичного контакта, что составляет 32 % от числа гибридных зон, перечисленных в работе В. Майзе. Соответственно вырастает и максимальная оценка числа видов, так или иначе вовлеченных в гибридизацию (261 вместо 239 по Майзе).

В настоящее время перечень гибридизирующих видов, взятых в узкой трактовке, существенно расширился. Среди ситуаций, известных к середине 1970-х годов, но не отраженных в списке В. Майзе, а также впервые описанных в последнее десятилетие, фигурируют зоны контакта и гибридизации (46—52 между видами Non-Passeriformes и 54 у Passeriformes) и не менее 22 зон, требующих более углубленного анализа происходящих там событий. В итоге перед нами 103 новых комбинаций «вид×вид» с участием 162—168 видов (см. Приложение). С учетом этих случаев и тех, которые обобщены в перечне В. Майзе, число видов, гибридизи-

Таблица 1

Гибридизация у птиц на стыках ареалов (зоны вторичной интерградации *) (по данным: Meise, 1975)

Анализируемые категории	Контакт			Всего
	подвидов	мегаподвидов	видов	
Число изученных зон контакта	140	98	42	280
Число комбинаций «форма×форма» **	133	75	28	236
Число подвидов, вовлеченных в гибридизацию	254	161	61	476
Число «групп подвидов» (мегаподвидов), вовлеченных в гибридизацию	—	125	—	125
Число видов в трактовке В. Майзе	104 ***	57 ***	47	208
Число «больших» видов, заслуживающих разделения (в скобках — число выделяемых «видов» в узкой трактовке)	26(51)	27(59)		53(110)
Число «видов» (в узкой трактовке), вовлеченных в гибридизацию (в скобках — число группировок типа надвидов)	51(26)+59(27)+47(22)			157(75)

* В ряде случаев (графа «контакт подвидов») не исключена первичная интерградация (Meise, 1975, с. 189, 192).

** Некоторые пары форм могут вступать в контакт и гибридизировать в разных регионах, давая более чем одну гибридную популяцию.

*** Виды, не вступающие в «межвидовую» гибридизацию. Последняя происходит между популяциями высоких рангов, включенных в эти виды («внутривидовая» гибридизация).

рующих в зонах вторичного контакта (будь то гибридные зоны в узком смысле слова, зоны перекрывания и гибридизации или скопления гибридов) равняется, по минимальным оценкам, 423, что составляет около 5 % от принимаемого сегодня числа рецентных видов (порядка 8 800, по: Wolters, 1982). По расчетам В. Майзе, соответствующая цифра была значительно ниже (2 %). К тому же в числе этих 2 % в перечне Майзе преобладали политипические виды, в составе которых имеет место «внутривидовая» гибридизация между резко дифференцированными подвидами. В противоположность этому наши оценки (5 %) относятся исключительно к случаям отдаленной гибридизации между бесспорными видами и между членами надвидов (мегаподвидами и полувидами).

Специального рассмотрения заслуживает также явление случайной симпатрической гибридизации, лишь мимоходом затронутое в обзоре В. Майзе. Этот автор придерживался традиционной точки зрения, что «случайная» гибридизация в принципе не может иметь никаких эволюционных последствий. Однако ряд данных, полученных в последние годы, наводят на мысль, что случайная гибридизация в известных обстоятельствах способна перерастать в массовую, приводящую к формированию жизнеспособных гибридных популяций (в качестве примера см. данные по гибридизации Larus argentatus и L. hyperboreus в Приложении). В случайную симпатрическую гибридизацию вовлечено гораздо больше видов, чем в широкую гибридизацию на стыках ареалов. Общее число известных нам комбинаций «вид×вид» при случайной симпатрической гибридизации составляет 489 (295 с участием видов Non-Passeriformes и 194 — Passeriformes; — см. Приложение). С учетом видов, эпизодически или регулярно

вступающих в случайную симпатрическую гибридизацию, общее число гибридизирующих видов птиц равно 883 (около 10 % от числа видов мировой орнитофауны).

Нетрудно видеть, что феномен отдаленной естественной гибридизации распространен у птиц достаточно широко, так что нет оснований говорить о его биологической малозначимости, вытекающей, якобы, из сугубо эпизодического характера такого рода явлений.

1.2.1.А. Распределение случаев отдаленной гибридизации по разным регионам

Об истинных масштабах гибридизации надежнее всего судить по данным из регионов, наиболее полно изученных орнитологически. В частности, для Неарктики описано 70 зон вторичного контакта форм ранга мегаподвидов-видов и 166 комбинаций случайных симпатрических гибридов (о степени встречаемости последних по числу особей см. Приложение). В одной только области Великих Равнин имеют место контакты внутри 17 пар викариирующих популяций высоких рангов. Гибридизация описана внутри 15 пар, причем в 8 из этих случаев (47 %) она принимает массовый характер. Общая численность особей, принадлежащих гибридным популяциям, составляет весьма высокую долю птичьего населения Великих Равнин (Rising, 1983а, с. 131).

Из пределов СССР в настоящему времени имеются сведения о 50 зонах контакта и гибридизации между формами, для которых Л. С. Степанян (1975, 1978а, 1983) принимает статус полувидов (таксономических видов) или биологических видов[6]. Есть основание предварительно говорить о существовании еще трех таких зон. В такого рода «межвидовую» гибридизацию вовлечены 51 вид (возможно 55) — 12 из числа Non-Passeriformes и 39 Passeriformes. Кроме того, описано не менее 25 зон контакта и гибридизации между резко дифференцированными подвидами в составе «больших» политипических видов. В этот вариант гибридизации вовлечено 17 таких видов (из которых три участвуют также в «межвидовой» гибридизации). В итоге общее число вовлеченных в гибридизацию видов в фауне СССР, по имеющимся сегодня данным, равно 65—69, что составляет около 9 % от общего числа (733) регулярно гнездящихся видов фауны СССР. Поскольку в своих вычислениях мы следовали методу Майзе (Meise, 1975), эту цифру можно сравнивать с его оценками для фауны Голарктики (до 6 % видов, вовлеченных в отдаленную гибридизацию). Значительно больший процент, полученный для фауны СССР, объясняется, вероятно, неполнотой перечня в работе Майзе. В него по территории СССР вошли данные лишь по 28 зонам контакта форм ранга «видов» (56 % от числа известных ныне) и по 18 зонам контакта между «подвидами» (72 %).

[6] Анализируя подход, предложенный в работе Л. С. Степаняна (1983), Ю. Хаффер (Haffer, 1986, с. 180) пишет, что в данном случае ранг полных видов приписывается формам, которые другие авторы (стоящие на позициях биологической концепции вида) рассматривают в качестве подвидов или мегаподвидов. Иными словами, подход Л. С. Степаняна лежит в рамках так называемой эволюционной либо филогенетической концепции вида, но не биологической концепции, к приверженцам которой этот автор относит себя. В результате смешения разных принципов предлагаемые Л. С. Степаняном решения оказываются внутренне противоречивыми и неубедительными. Ситуации, чрезвычайно сходные по своей сути, автор относит к разным классам событий. При всем этом нельзя не приветствовать пропагандируемую (хотя и не вполне последовательно) Л. С. Степаняном программу разделения сборных «больших» видов на компактные малые виды, взятые в узкой трактовке.

Таблица 2

Распределение зарегистрированных случаев гибридизации в зонах вторичного контакта (подвидов, мегаподвидов и видов) по разным зоогеографическим областям

Зоогеографические подразделения	Число зон контакта	Число видов, вовлеченных в гибридизацию	Число форм (подвидов и видов), вовлеченных в гибридизацию	Ориентировочное число видов в составе региональной фауны	Доля видов (в %), вовлеченных в гибридизацию *
Европейская часть Палеарктики	40	35 $\frac{23}{16}$ **	62	470	7,4
Азнатская часть Палеарктики	73	74 $\frac{59}{21}$	110	600	12,3
Неарктика	70	93 $\frac{82}{16}$	124	750	12,4
Голарктика в целом	183	202		1400 ***	14,4
Эфиопская область	32	71 $\frac{51}{23}$	112	1700	4,2
Индо-Малайская область	32	31 $\frac{23}{10}$	45+	1000	3,1
Неотропическая область	48	69 $\frac{45}{28}$	95	2500	2,8
Австрало-Папуасская область (Нотогея)	61	72 $\frac{59}{17}$	97	1800	4,0

* Подсчет проводился по принципу, предложенному В. Майзе (Meise, 1975; см. табл. 1).

** Цифра слева — общее число видов, для которых описана гибридизация. Над чертой — число видов (в узкой трактовке), вовлеченных в «межвидовую» гибридизацию. Под чертой — число политипических видов, в составе которых гибридизируют резко дифференцированные подвиды.

*** Число видов для Голарктики в целом меньше суммы числа видов в слагающих ее регионах в силу того, что многие виды являются общими для этих регионов. По той же причине итоговая доля гибридизирующих видов выше соответствующих значений для Палеарктики и для Неарктики. Данные по числу видов в региональных фаунах приводятся по следующим источникам: Европа — Makatsch, 1966; Азиатская часть Палеарктики — по материалам из: Штегман, 1938; Неарктика — Дементьев, 1940; все прочие области — Meise, 1975 (по Голарктике — с изменениями). См. также: Keast, 1961.

Иными словами, можно думать, что даже в удовлетворительно изученных регионах современные оценки уровня естественной гибридизации у птиц могут оказаться заниженными.

Наверняка сильно занижены они в отношении тех зоогеографических подразделений, описание орнитофауны которых до сих пор находится на стадии инвентаризации. Таковы многие тропические регионы, в особенности Южная Америка, где, по имеющимся сегодня данным, в гибридизацию вовлечено менее 3 % от числа обитающих там видов. В табл. 2 приведены приблизительные оценки доли видов, так или иначе участвующих в гибридизации, в Голарктике и во всех прочих зоогеографических областях.

Для объяснения бросающихся в глаза региональных различий в числе гибридизирующих популяций высоких рангов можно выдвинуть две гипотезы. Первая состоит в том, что эти различия объективно отражают определенную специфику тех или иных региональных фаунистических комплексов. Согласно второй гипотезе наблюдаемые различия есть просто результат разной степени изученности голарктической и тропических фаун.

Таблица 3

Количество комбинаций «вид×вид» и видов, вовлеченных в случайную гибридизацию в разных зоогеографических областях

Зоогеографические подразделения	Non-Passeriformes		Passeriformes		Всего	
	комбинаций	видов	комбинаций	видов	комбинаций	видов
Европейская часть Палеарктики	96	85	48	66	144	151
Азиатская часть Палеарктики	28	46	16	30	44	76
Неарктика	88	91	52	75	140	166
Индо-Малайская область	7	13	4	7	11	20
Эфиопская область	22	37	15	28	37	65
Неотропическая область	41 *	64	27 **	46	68	110
Австрало-Папуасская область (Нотогея)	16	24	28 ***	38	44	62
Прочие регионы (Пацифика, Антарктика и др.)	6	12	—	—	6	12
Итого	295	325	194	281	489	606

* Из них 29 (70,7 %) в сем. Trochilidae (колибри) с участием 48 видов (75 % от числа видов, вовлеченных в случайную гибридизацию в этом регионе).

** Из них 7 (25,9 %) в подсем. Geospizinae (земляные вьюрки) с участием 9 видов (19,6 %).

*** Из них 15 (53,6 %) в сем. Paradisaeidae (райские птицы) с участием 13 видов (34,2 %).

Примечание. Цифры в нижней строке таблицы меньше суммы слагаемых, так как одни и те же виды принимают участие в гибридизации в разных зоогеографических областях.

В пользу первой гипотезы говорит хорошо известный факт существования регионов, особенно богатых зонами вторичного контакта близкородственных видов, причем такие пары викариантов нередко принадлежат множеству разных таксонов (например, разным классам позвоночных). Примерами таких ситуаций могут служить южный Прикаспий (где входят в соприкосновение средиземноморская и туранская фауны, представленные рядом близких викариирующих форм) и уже упоминавшаяся область Великих равнин в США (см. также: Haffer, 1967). Такого рода регионы были названы «зонами швов» (suture zones) между биотами, длительное время дивергировавшими независимо друг от друга и вошедшими в контакт сравнительно недавно (Remington, 1968). Имея в виду сказанное, можно допустить, что Голарктика с ее сравнительно молодой фауной более богата «зонами швов», чем все прочие зоогеографические царства, и что именно в этом причина различий, отраженных в табл. 2.

С другой стороны, немало доводов можно привести и в пользу второй нашей гипотезы. Наиболее показателен из них факт резких различий в числе случайных симпатрических гибридов, описанных из сравниваемых регионов. Вполне очевидно, что при случайной симпатрической гибридизации отсутствуют ограничения, налагаемые на парапатрическую гибридизацию бедностью или отсутствием «зон швов» в том или ином регионе. Между тем, как следует из табл. 3, различия между зоогеографическими царствами в числе видов, участвующих в случайной симпатрической гибридизации, в целом соответствуют региональным различиям в количестве зарегистрированных зон вторичного контакта и гибридизации. Симптоматична также явная диспропорция в распределении эпизодов случайной симпатрической гибридизации по региональной фауне в целом и по тем ее таксонам, которые в силу разных причин оказались изученными более детально. Так, среди бедно представленной (по сравнению с Европой

и Северной Америкой) выборки симпатрических гибридов из богатейшей фауны Южной Америки свыше половины случаев приходится всего лишь на две группы: подотряд колибри Trochili и подсем, земляных вьюрков Geospizinae (в общей сложности 52,9 % по числу комбинаций и 51,8 % по числу видов, вовлеченных в гибридизацию). Показательно также и то, что максимальное число случайных симпатрических гибридов зарегистрировано в Европе с ее наиболее бедной фауной (менее 500 гнездящихся видов) и с минимальной площадью суши, наилучшим образом, однако, исследованной фаунистически.

1.2.1Б. Распределение случаев отдаленной гибридизации по разным подразделениям класса Птиц

Обращаясь к распределению случаев гибридизации в разных подразделениях класса Птиц, отметим прежде всего достаточно высокое постоянство этого явления. Отдаленная гибридизация (между формами ранга полувидов и видов) описана к настоящему времени в 19 (73,1 %) из 26 отрядов, в 27 (54,0 %) из 50 подотрядов (выбранных с теми же ограничениями) и в 80 (56,7 %) из 141 семейства, включающего более одного вида [7] (табл. 4). При этом нетрудно показать, что гибридизация достоверно чаще

Таблица 4

Частота отдаленной * естественной гибридизации в классе Птиц

Основные подразделения класса Птиц	Число и доля** семейств, в которых описана гибридизация	Процент видов, участвующих в гибридизации ***	Общее число комбинаций «вид×вид» при случайной гибридизации	Общее число комбинаций «вид×вид» при регулярной гибридизации	Число комбинаций «вид×вид» при межродовой гибридизации	Число комбинаций «вид×вид» при межтрибальной и межсемейственной гибридизации
Non-Passeriformes	42(51,2)	12,0	295(79,3)	77(20,7)	107(100,0)	22(20,6)
			372(100,0)		107(100,0)	
Passeriformes	38(64,4)	8,7	194(61,6)	121(38,4)	54(100,0)	—
			315(100,0)		54(100,0)	
Всего	80(56,7)	10,0	489(71,2)	198(28,8)		
			687(100,0)		161(100,0) ****	

* Рассматриваются случаи гибридизации между видами, взятыми как в широкой, так и в узкой трактовке (в последнем случае включая мегаподвиды и полувиды).

** В % от общего числа видов во всех семействах (99 семейств и 3 650 видов для Non-Passeriformes, 70 семейств и 5 125 видов для Passeriformes). Число семейств по: Карташев, 1974; число видов по: Wolters, 1982 (число видов по этому источнику занижено).

*** Эти 161 комбинация составляют 23,4 % от общего числа комбинаций «вид×вид» (687). Межродовые — межсемейственные гибриды почти всегда случайные (за исключением комбинации Pediocetes phasianellus×Tympanuchus cupido). Среди Non-Passeriformes они обнаружены в 8 семействах (максимально у Trochilidae — 33,6 % всех комбинаций, Tetraonidae — 19,6, Anatidae — 18,7, Psittacidae — 3,7, остальные 24,4 % — среди Ardeidae, Rallidae, Gruidae и Laridae). Среди Passeriformes — в 9 семействах (максимально у Fringillidae — 35,2 %, Paradisaeidae — 22,2, Parulidae — 11,1, Hirundinidae — 9,3, остальные 22,2 % среди Tyrannidae, Pipridae, Coeribidae, Corvidae и Ploceidae).

[7] Из подсчетов исключены такие таксоны, как, например, Struthioniformes (единственный рецентный вид) и Cariamidae (два вида, относящиеся к разным родам).

Таблица 5

Зависимость между количеством видов внутри семейства и вероятностью обнаружения в нем случаев отдаленной естественной гибридизации *

Анализируемые категории	Число семейств с малым количеством видов (2—20)	Число семейств с большим количеством видов (свыше 20)	Всего
Число семейств, в которых описана гибридизация	28 $(\frac{19}{9})$ **	52 $(\frac{23}{29})$	80 $(\frac{42}{38})$
Число семейств, для которых гибридизация неизвестна	47 $(\frac{32}{15})$	16 $(\frac{8}{8})$	63 $(\frac{40}{23})$
		$\chi^2=22{,}3$; $f=1$; $P<0{,}01$	

* Для подсчетов взяты только те семейства, в которых гибридизация возможна в принципе.

** В числителе семейства Non-Passeriformes, в знаменателе Passeriformes.

обнаруживается внутри семейств, содержащих значительное число видов (свыше 20), нежели в семействах с малым число видов (табл. 5). Отсюда вновь напрашивается вывод о связи между вероятностью выявления гибридов и степенью изученности того или иного таксона.

Вместе с тем нельзя исключить возможность того, что большая или меньшая предрасположенность к отдаленной гибридизации является специфическим свойством видов, принадлежащих тому или иному таксону (в частности, разным семействам). В этом смысле любопытно отсутствие зарегистрированных случаев гибридизации в таких обширных семействах, как Caprimulgidae (70 видов) и Apodidae (55 видов) среди Non-Passeriformes, Furnariidae (215 видов), Formicariidae (224 вида) и Sturnidae (110 видов) среди Passeriformes. С другой стороны, можно видеть, что в пределах одного и того же таксона, виды которого при определенных условиях легко вступают в отдаленную гибридизацию, количество выявленных ее случаев резко разнится от одного региона к другому. Так, в космополитическом сем. Anatidae (около 150 видов) значительное число гибридных комбинаций обнаружено лишь в европейской части Палеарктики и в Неарктике (63 комбинации с участием 32 видов и 47 комбинаций с участием 31 вида соответственно), тогда как число известных случаев того же рода из тропиков несопоставимо мало (17 комбинаций с участием 20 видов в Эфиопской, Индо-Малайской, Австрало-Папуасской и Неотропической областях, вместе взятых).

Такого рода примеры, число которых можно было бы увеличить, сильно подрывают веру в тезис о преимущественной склонности к отдаленной гибридизации представителей отдельных таксонов со специфическими (не моногамными) системами размножения. К числу таких таксонов принято относить, помимо сем. Anatidae, также сем. Tetraonidae (тетеревиные), Trochilidae (колибри) и Paradisaeidae (райские птицы) (Майр, 1947, 1968; Sibley, 1957, 1961). Большое число случаев гибридизации в этих семействах относили за счет промискуитетных взаимоотношений между полами у принадлежащих сюда видов и, соответственно, «неразборчивости» особей при выборе брачного партнера. Имеющиеся сегодня данные вступают в противоречие с этой гипотезой. Можно видеть, например, что среди неворобьиных максимальный процент гибридизирующих видов (от общего числа видов внутри семейства) обнаружен в сем. Haemotopidae (кулики-сороки), для которого характерна типичная моногамия. Далее следует семейство Tetraonidae (89 % гибридизирующих видов), но, очевидно, лишь

потому, что ареал семейства целиком находится в Голарктике, т. е. в наиболее полно изученном регионе. Этот вывод напрашивается при сопоставлении тетеревиных с близким семейством Phasianidae. Фазановые, как и тетеревиные, охотно вступают в межвидовую гибридизацию (известно 24 комбинации [8]) с участием 29 видов), однако, поскольку основная часть видов обитает в слабо изученных орнитологически тропиках Юго-Восточной Азии, доля гибридизирующих видов в этом семействе составляет всего лишь 17 %. На третьем месте после куликов-сорок и тетеревиных среди неворобьиных стоят сем. Stercorariidae и Laridae (поморники и чайковые), виды которых практикуют типичную моногамию. Высокий процент (57 и 44 % соответственно) гибридизирующих видов в этих семействах обязан, вероятно, прежде всего тому, что колониальность этих групп сделала их в последние десятилетия одним из главных объектов углубленных социоэтологических исследований. Что касается промискуитетных колибри Trochilidae, то они по числу гибридизирующих видов занимают далеко не первое место в рассматриваемом перечне (72 гибридизирующих вида составляют 23 % от 320 видов данного семейства).

Похожая картина обнаруживается и среди Воробьинообразных. На первом месте здесь стоят моногамные корольковые Regulidae (в гибридизацию вступают все 4 вида из этого семейства), а следом идут дроздовые Turdidae (54 % гибридизирующих видов), которые представляют собой один из излюбленных объектов исследований у европейских и американских орнитологов. То же можно сказать и о синицевых Paridae (40 % гибридизирующих видов), предшествующих в нашем перечне промискуитетным райским птицам Paradisaeidae (33 %). Значительная доля гибридизирующих видов содержится в практикующих моногамию сем. Fringillidae (41 %) и Parulidae (19 %). Среди промискуитетных манакинов гибридизирующие виды составляют всего лишь 11 %.

1.2.1В. Другие факторы, влияющие на оценки частоты отдаленной гибридизации

Все сказанное выше приводит к заключению, что суждения о распространенности гибридизации у птиц в очень большой степени зависят от полноты наших знаний об отдельных региональных фаунах и о разных таксонах. При этом сама степень изученности фаунистических комплексов (или таксонов) в большой мере определяется их биологической спецификой. Например, фауны открытых ландшафтов более доступны скрупулезному изучению (которое только и может дать истинные оценки естественной гибридизации), нежели лесные фауны. Отсюда бесспорно проистекает неполнота наших данных из тропиков Юго-Восточной Азии и Южной Америки. Переходя к специфике таксонов, следует раздельно рассматривать группы хорошо диагносцируемых и трудно диагносцируемых видов. Гибридизацию сравнительно легко обнаружить в таксонах, где виды хорошо распознаются в поле, что позволяет надежно выявлять промежуточных по окраске особей и выборочно их коллектировать. В фауне СССР, например, подавляющее большинство гибридизирующих пар видов относится именно к таким группам (роды Motacilla, Lanius, Oenanthe, Turdus, Emberiza). В тех таксонах, для которых в целом характерна консервативность окраски, так что диагностика видов затруднена (роды Alauda,

[8] Из них пять представляют собой случаи межсемейственной гибридизации (Tetraonidae × × Phasianidae).

Anthus, Phylloscopus, Acrocephalus, Hippolais), выявление гибридов осуществляется на коллекционных экземплярах из случайной выборки. Вполне очевидно, что в данном случае выявление гибридов (особенно, если это не является специальной задачей исследователя, работающего с коллекциями) возможно лишь на достаточно обширных сериях, которыми музеи располагают далеко не всегда.

Особенно остро эта проблема стоит в отношении таких групп, для которых получение больших серий трудоемко или невозможно в принципе. Таковы, в частности, виды, в норме характеризующиеся устойчивой низкой численностью (например, дневные хищные птицы Falconiformes и совы Strigiformes). Малочисленность случаев отдаленной «межвидовой» гибридизации в этих группах (см. Приложение) легко объяснима. Прежде всего даже при потенциальной возможности скрещиваний между близкими совместно обитающими формами интенсивному обмену генами должна препятствовать разреженность их популяций (см., например: Rising, 1983а, с. 134). Но и в том случае, если особи гибридного происхождения будут составлять значимую долю смешанной популяции, их выявление окажется сильно затрудненным из-за ограниченности коллекционных материалов, с которой мы обычно сталкиваемся при работе с такого рода таксонами.

Еще один важный фактор, существенно влияющий на наши оценки частоты отдаленной гибридизации в природе, — это приверженность исследователей устоявшимся воззрениям. Среди них наибольшим влиянием пользуются так называемая биологическая концепция вида и вытекающие из нее представления о политипическом виде. Хотя эта система взглядов неоднократно подвергалась разносторонней критике (см., например, обзор в работе: Cracraft, 1983), она продолжает сохранять свое влияние в среде орнитологов. Если строго следовать постулатам данной концепции, из числа феноменов отдаленной гибридизации автоматически исключаются два обширных класса явлений: 1) все ситуации, обозначаемые в качестве «зон первичной интерградации»[9]. Уже сам термин «интерградация» указывает на практически беспрепятственный обмен генами, возможный лишь при массовой гибридизации между взаимодействующими популяциями. Такая массовая гибридизация есть, по определению, закономерный модус отношений между «подвидами». А коль скоро гибридизирующим формам присвоен статус «подвидов», гибридизацию между ними уже нельзя отнести к категории отдаленной гибридизации, как бы велики ни были морфобиологические различия между рассматриваемыми общностями; 2) все ситуации в зонах контакта форм, входящих в состав надвидов. В данном случае аргументация сводится к тому, что такие формы в той или иной степени приобрели атрибуты «хороших видов», в том числе и эффективную способность противостоять гибридизации с генеалогически близкими формами. Все те уклоняющиеся фенотипы, которые по сумме признаков могут рассматриваться в качестве гибридов, трактуются как результат индивидуальной изменчивости, как аберрации

[9] Зонами интерградации называют области перехода от популяций с одним набором признаков к популяциям с другим их набором. К числу зон первичной интерградации принято относить те, в которых имеются плавные градиенты признаков. Считается, что наблюдаемые в этих случаях переходы от одного комплекса признаков к другому обязаны клинальной изменчивости (в градиенте внешних условий) и отбору. В зонах вторичной интерградации, возникающих в местах вторичного контакта и гибридизации двух популяций, следует ожидать резких изменений в градиентах признаков («ступенчатые клины» — step clines; см.: Майр, 1947, с. 163; Rising, 1983а, с. 149).

и «морфизмы». Ярким примером изложенного здесь подхода может служить монография Л. С. Степаняна (1983), рассматривающая отдаленную гибридизацию не иначе как средство элиминации «неприспособленных» путем репродуктивного самоуничтожения.

Надо сказать, что все дефекты изложенной системы мышления более чем очевидны. Трудно не заметить порочный круг в рассуждениях, в которых сложнейшие и практически не изученные биологические процессы подчинены догмам априорных дефиниций. Сами эти дефиниции зачастую основаны на первом впечатлении и не осмыслены сколько-нибудь критически. В частности, в работе Дж. Ризинга (Rising, 1983a, с. 133) показано, что не существует каких-либо объективных критериев, с использованием которых можно было бы распознать на практике зоны «первичной» и «вторичной» интерградации. Шаткость оценок интенсивности гибридизации (о чем уже неоднократно говорилось выше) не позволяет провести однозначной границы между ситуациями «контакт подвидов» и «контакт видов» (Meise, 1975). При таком положении вещей наиболее перспективная программа исследований состоит в том, чтобы включить в скрупулезный и планомерный анализ как можно более широкий спектр природных ситуаций, общим признаком которых была бы гибридизация между хорошо диагносцируемыми формами. Лишь на этом пути, свободном от терминологической предвзятости, реально продвинуться вперед в познании общих закономерностей и эволюционных последствий отдаленной гибридизации.

1.2.2. Влияние гибридизации на внутривидовую изменчивость и на структуру видов

Гибридизация представляет собой один из важных источников наследственной изменчивости (Рубцова, 1983). При изучении природных популяций обнаружение района с повышенной изменчивостью служит надежным указанием на возможность гибридизации. Обычно в этих ситуациях исследователь имеет дело с изменчивостью внешних морфологических признаков диагностического характера, приспособительная роль которых неясна или проблематична. Однако легко допустить, что сходным процессам повышения изменчивости могут быть подвержены и другие свойства организмов, так или иначе влияющие на их приспособленность. Объединение генов родительских популяций в геномах гибридных особей является источником новообразований неаддитивного характера (Мина, 1980). При интрогрессивной гибридизации за счет обратных скрещиваний и скрещиваний гибридов inter se постоянно возникают все новые генотипические варианты, обилие и разнообразие которых делают гибридную популяцию системой с уникальными генетическими свойствами. Ареал такой популяции может охватывать значительную территорию (до 10 % ареала одной из родительских форм).

Гибридные популяции, возникающие в зонах контакта заметно дивергировавших популяций, не представляют редкости в фауне птиц. В сводке В. Майзе (1975), давшего анализ этих явлений в объеме мировой фауны, приведены сведения о 41 популяции гибридного происхождения, которые в силу своего фенотипического своеобразия получили таксономический статус подвидов. Часть из них высоко изменчивы фенотипически, другие в той или иной степени стабилизированы по своим морфологическим признакам. Вероятно, эти различия хотя бы отчасти обусловлены неодинаковым эволюционным возрастом зон вторичного контакта, который в разных случаях и разными авторами оценивается периодами от 100 лет до 5 тыс. лет.

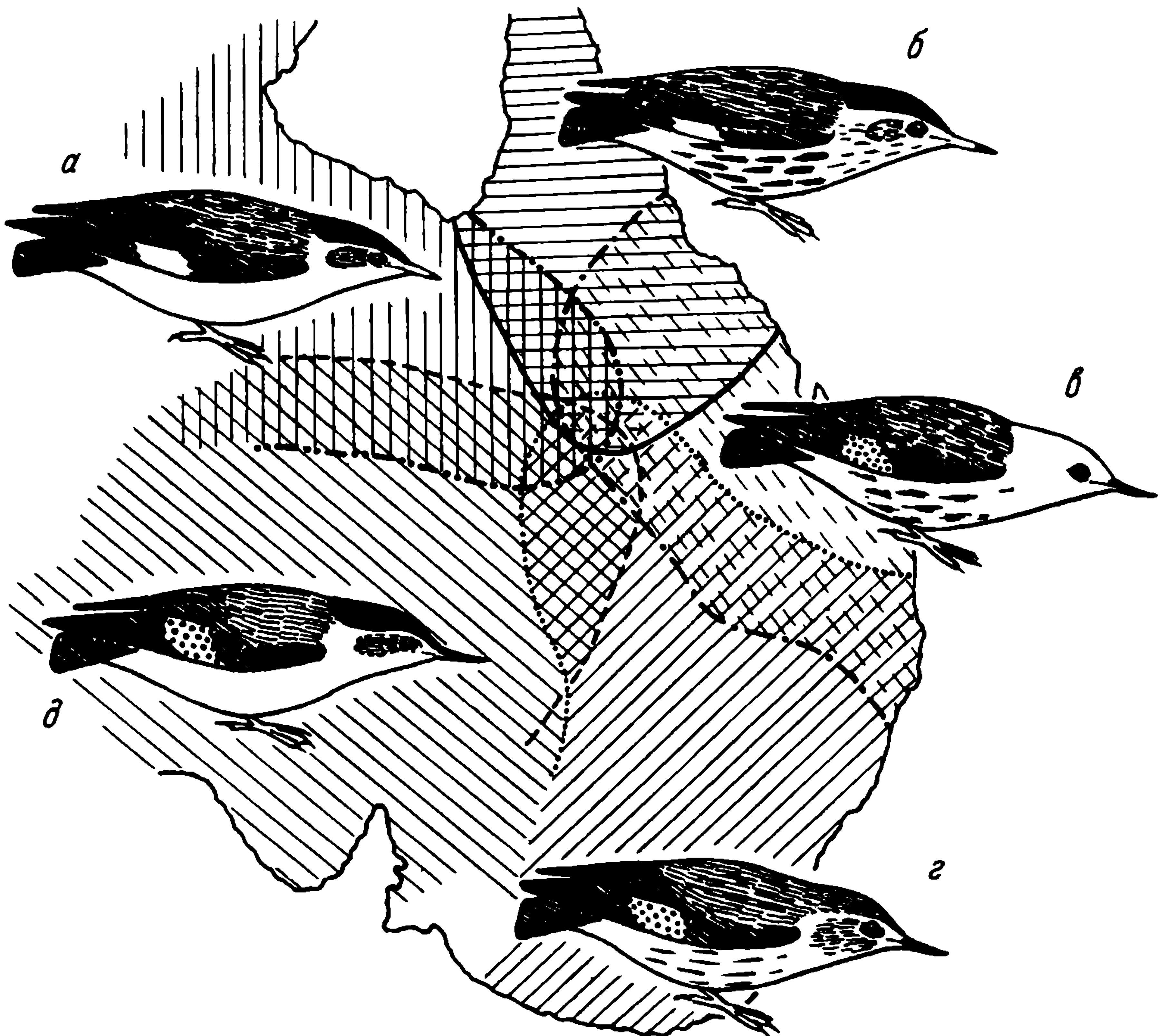


Рис. 2. Зоны вторичного контакта и окраска 5 форм австралийских поползней комплекса Daphoenositta chrysoptera

а — leucoptera, *б* — striata, *в* — leucocephala, *г* — chrysoptera, *д* — pileata. Обратить внимание на изменчивость формы клюва. По: Keast, 1961; Short et al., 1983a. Подробнее см. Приложение, сем. Sittidae, Daphoenositta

Фенотипическая изменчивость в гибридных популяциях нередко находит свое выражение в почти неисчерпаемом разнообразии комбинаций признаков родительских форм, но она может иметь и более регулярный характер. В последнем случае разнообразие фенотипов в той или иной степени ограничено, что позволяет присвоить наиболее стандартным из них собственные наименования (Майзе приводит перечень свыше 30 таких имен). В случае преобладания в популяции какого-либо одного такого стандартного фенотипа его имя может быть условно перенесено на всю популяцию, что подчеркивает ее индивидуальность в качестве новообразующейся структурной единицы живого.

Картина выглядит по-иному, если стандартные гибридные фенотипы не составляют большинства в смешанной популяции. Известны, в частности, случаи, когда весь спектр фенотипической изменчивости можно свести к исходным фенотипам родительских форм и к двум «стандартным» фенотипам промежуточного характера (Parkes, 1951) [10]. Изменчивость

[10] Речь идет о гибридизации червеедок Vermivora pinus и V. chrysoptera (Parulidae). Анализируя этот случай, Л. Шорт (Short, 1969b) указывает, что при скрупулезном анализе окраски птиц в гибридных популяциях ее изменчивость можно описать и как континуальную (см. также: Панов, 1986, с. 1682).

такого типа внешне напоминает ситуацию дискретного, сбалансированного генетического полиморфизма. Неудивительно поэтому, что эффекты гибридизации и полиморфизма иногда бывают трудно различимы (см., например.: Short, 1975; A. Baker et al., 1981; Fjeldsa, 1982; Ratti et al., 1983; 3.1, 3.2; многие другие примеры в Приложении). При этом существует тенденция трактовать изменчивость, в действительности вызванную гибридизацией, в качестве проявления генетического полиморфизма в пределах вида (Лоскот, 1976; Степанян, 1983, с. 153).

Хотя последняя трактовка несомненно ошибочна, определенные причинные связи между гибридизацией и полиморфизмом несомненно существуют. По мнению Ю. Хаффера (Haffer, 1977), сбалансированный генетический полиморфизм (в строгом значении этого термина — см., например: Майр, 1971, с. 189) в одновидовых популяциях может быть обязан тому, что эти популяции имеют гибридогенное происхождение. В таком случае становление полиморфизма обусловлено стабилизацией фенотипического облика гибридогенной популяции с фиксацией внутри нее двух-трех стандартных фенотипических вариантов (подробнее см. 3.1, 3.3).

Нередко говорят также о стабилизации, приводящей к мономорфизму. В. Майзе (1975) перечисляет 19 таких стабилизировавшихся гибридных популяций (предполагается, что стабилизация произошла за счет отбора «благоприятных рекомбинаций»). Большинству этих популяций присвоен статус подвидов, хотя часть из них, по мнению Майзе, можно рассматривать в качестве видов в процессе становления («partly hybrid species»). Существенно то, что они подчас вступают во вторичную парапатрическую гибридизацию с одной или обеими родительскими формами (см. 3.5).

Особые случаи резкого повышения изменчивости наблюдаются при множественной гибридизации нескольких форм ранга мегаподвидов-полувидов на стыке их ареалов друг с другом и с ареалами ранее сформированных данными формами гибридных популяций. Упомянем детально изученные полигибридные зоны на пересечении ареалов трех видов райских мухоловок Terpsiphone в Экваториальной Африке (Meise, 1975) и пяти «мегаподвидов» австралийских поползней Neositta (Short et al., 1983 и рис. 2; см. также 3.1).

Итак, нетрудно заключить, что у птиц гибридизация ведет к повышению изменчивости, которая, из общих соображений, может поставлять богатый материал для естественного отбора. Гибридизация воздействует на структуру видов, приводя к дифференциации популяций и к увеличению числа индивидуализированных популяционных систем.

1.2.3. Возможная роль гибридизации в эволюции птиц

К концу 60-х годов в теоретической зоологии сложилось устойчивое представление о том, что гибридизация у животных (в отличие от гибридизации растений) едва ли может играть роль самостоятельного фактора эволюции. Этот вывод логически вытекал из настойчивого акцентирования важности «изолирующих механизмов» для процесса видообразования — в соответствии с постулатами синтетической теории эволюции и биологической концепции вида. В результате стало привычным рассматривать гибридизацию как нечто, нарушающее «нормальный» поступательный ход эволюции. Любопытно, что даже в самом названии главы, посвященной гибридизации, Э. Майр (1968) ставит это слово в скобках, как расшифровку к основному заголовку «Нарушение изолирующих механизмов».

Сегодня многие авторы начинают придавать гораздо большее значение

гибридизации как фактору эволюции животного мира (обзоры см.: Даревский, 1974, 1986; Боркин, Даревский, 1980; Darevsky, 1983; Васильев, 1985). Одной из важных причин этому послужили открытия последних десятилетий, показавшие неожиданные формообразовательные возможности гибридизации в плане возникновения новых видов у рыб, амфибий и рептилий. Этот процесс, обозначаемый в качестве «ретикулярного видообразования», характеризуется становлением полиплоидии и ряда специфических типов размножения — кредитогенеза, гиногенеза и партеногенеза, что принципиально меняет генетическую структуру популяций этих видов и может существенно влиять на темпы их эволюции. В ряде случаев показано или предполагается, что виды, возникшие путем гибридизации (иногда полигибридизации), вытесняют родительские формы из их ареалов, т. е. оказываются более конкурентоспособными.

Если говорить о гибридизации у птиц, то здесь мы не находим событий столь крупных эволюционных масштабов, как в вышеназванных классах позвоночных, то тем не менее сталкиваемся с достаточно широко распространенными явлениями интрогрессии, приводящими к формированию популяций с собственными, уникальными генетическими свойствами.

Традиционная точка зрения, согласно которой гибридизация не имеет существенного значения в эволюции птиц, основывается на следующих двух постулатах: 1) гибридизация в этом классе редка; 2) гибриды обладают пониженной жизнеспособностью и плодовитостью или вообще стерильны, так что их дальнейший вклад в генофонд популяции оказывается совершенно ничтожным.

Следует заметить, что до недавнего времени оба эти аргумента носили чисто умозрительный характер, поскольку мы не располагали сколько-нибудь обширным фактическим материалом, необходимым для проверки справедливости данных утверждений. В настоящее время ситуация существенно изменилась, хотя по многим вопросам имеющихся данных явно недостаточно.

Материалы, приведенные в предыдущем разделе (1.2.1), указывают на широкую распространенность явлений отдаленной гибридизации у птиц. Можно спорить о том, «часто» или «редко» гибридизируют далеко дивергировавшие популяции высоких рангов, поскольку категории «много» и «мало» субъективны в своей основе. Гораздо важнее, вероятно, не абсолютные частоты того или иного события, а степень регулярности его появления при определенных стечениях обстоятельств. Сегодня уже можно смело утверждать, что отдаленная гибридизация у птиц в этом смысле явление вполне закономерное.

Хуже обстоит дело с вопросом о степени плодовитости и приспособленности гибридов. Здесь в большинстве случаев приходится основываться на косвенных данных и на соображениях самого общего порядка. Сам факт существования множества гибридных популяций (см. Приложение) указывает на то, что фертильность гибридов при возвратных скрещиваниях и при скрещиваниях inter se — явление вполне обычное. О том же говорят многочисленные результаты наблюдений за семьями, имеющими в своем составе одного или обоих гибридных родителей: величина кладки и (или) выводка в таких случаях, как правило, находится в пределах нормы. Понятно, однако, что все эти данные не убеждают сторонников традиционных представлений о бесперспективности особей и популяций, объединяющих в своих геномах и генофондах разные, а потому несовместимые, по их мнению, генетические системы: если мы не наблюдаем пагубных последствий такой интеграции непосредственно, то они неизбежно сыграют

свою роль в близком или отдаленном будущем. Такого рода естественный скептицизм заставляет искать более весомые свидетельства благополучия гибридов и гибридных популяций.

Эти свидетельства могут быть получены лишь в ходе специально поставленных широких экспериментов в лаборатории и при планомерном долговременном изучении гибридных популяций с применением индивидуального мечения (Панов, 1987). Пока что на этом пути сделано очень немного. В эксперименте показано, что формы, видовой статус которых не вызывает сомнений, способны гибридизировать беспрепятственно без потери плодовитости. Например, при скрещивании inter se гибридов F_1 между кряквой Anas platyrhynchos и шилохвостью A. acuta в итоге были получены вполне жизнеспособные и плодовитые гибриды F_4 (Sharpe, Johnsqard, 1966). В широко поставленных исследованиях плодовитости гибридной популяции дятлов Colaptes auratus и C. cafer показано отсутствие принципиальных различий по этому параметру между «чистыми» популяциями родительских форм и популяцией из обширной гибридной зоны[11] (Moore, Koenig, 1986).

Разумеется, сказанное ни в какой мере не является общим правилом. Эксперименты по скрещиванию близких видов в неволе зачастую указывают на ту или иную степень их генетической несовместимости (см. обзор: Gray, 1958). Те же результаты получены при скрещиваниях в условиях полувольного содержания двух видов-двойников р. Sturnella. В данном случае репродуктивный успех смешанных пар (S. neglecta×S. magna) в обоих вариантах реципрокных скрещиваний не отличался от нормы, однако у пар с участием гибридов F_1 отложенные яйца оказались неспособными к развитию. Лишь у одной самки F_1 фертильность достигала 50 % при скрещиваниях с самцами обоих родительских видов (Lanyon, 1979). По результатам изучения естественной гибридизации дятлов Sphyrapicus nuchalis и S. ruber плодовитость гибридов F_1 не отличается от нормы, но при этом предполагается существование отбора против гибридов F_1 (Johnson, Johnson, 1985).

Эти факты, благоприятные для традиционных воззрений, имеют и другую любопытную сторону. Они наводят на мысль, что в процессах межвидовой гибридизации может иметь место ситуация типа «бутылочного горлышка». Иными словами, если появление перспективного потомства возможно лишь в некоторых вариантах реципрокных и возвратных скрещиваний или даже если в потомстве от таких скрещиваний фертильны лишь особи одного пола (у птиц это обычно самцы), перерастание «случайной» гибридизации в регулярную, а затем и в интрогрессивную в принципе не исключено (экспериментальное подтверждение такой возможности см. в работе: Tomek, 1958). Нечто подобное может иметь место в ситуациях, изученных Р. Раундсом и Г. Манро (Rounds, Munro, 1982) и Ч. Штади (Stadie, 1983). При пониженной плодовитости смешанных пар и (или) гибридов первых поколений фертильность при обратных скрещиваниях в ряде случаев не отличается от нормы (Hoffman et al., 1978), причем в такого рода ситуациях может иметь место интрогрессивная гибридизация поглотительного характера (Braithwaite, Miller, 1975; Gillespie, 1985), способная привести к формированию нового гибридогенного вида (Yamashina, 1947).

---

[11] Эти дятлы относятся к той категории форм, которые занимают промежуточное положение между «подвидами» и «хорошими видами». На этой стадии находится не менее 12,5 % «видов» птиц фауны Северной Америки (Майр, 1947, с. 259).

При обсуждении такого рода событий мы неизбежно попадаем в область спекуляций и гипотез, поскольку большинство упомянутых в предыдущем абзаце природных ситуаций изучались лишь мимоходом, а другие становятся объектом углубленных систематических исследований только в последние годы. При существующей сегодня малочисленности детализированных сведений о генетической структуре смешанных (гибридных) популяций и о характере происходящих в них генетических процессов мы вынуждены ориентироваться на те реально наблюдаемые результаты, к которым способна привести межвидовая гибридизация.

Одна из впечатляющих тем, дающая богатую пищу для размышлений о важности отдаленной гибридизации в эволюции птиц, касается характера взаимоотношений между таксонами в основательно изученной, казалось бы, группе настоящих белоголовых чаек р. Larus. Именно они послужили в свое время моделью для разработки концепции «кольцевых ареалов» (Stegmann, 1934; Mayr, 1940; Майр, 1947, с. 280; Тимофеев-Ресовский, Штреземан, 1959) и органически связанных с ней представлений о становлении в ходе микроэволюции этологических барьеров изоляции (Smith, 1966; Смит, 1983). Первоначально внимание исследователей было сосредоточено на комплексе форм, относящихся к трем близкородственным таксонам ранга хороших видов (argentatus, fuscus) или мегаподвидов (argentatus — cachinnans). Во главу угла ставилась идея, что формы, несомненно произошедшие от общего предка, расселяясь в разных направлениях от единого центра своего возникновения, накапливают все больше генетических различий. Когда они вторично приходят в соприкосновение в регионе, значительно удаленном от ареала общей для них предковой формы, они ведут себя уже не как подвиды (первоначальное состояние), а как хорошие виды — не скрещиваются друг с другом.

В неожиданном и резком контрасте с этими представлениями оказались многочисленные данные, полученные в самые последние годы. Было показано, во-первых, что виды упомянутого выше комплекса могут, по-видимому, широко гибридизировать в регионах, где их гибридизацию трудно было ожидать, основываясь на изложенной концепции; и, во-вторых, что они зачастую вступают в широкую гибридизацию с видами, значительно или даже резко удаленными от них генеалогически.

В настоящее время границы первоначально рассматривавшегося комплекса (argentatus — cachinnans — fuscus) приходится сильно расширить, включив в него еще 4 формы ранга полувидов-видов (L. glaucescens, L. occidentalis, L. glaucoides, L. thayeri) и 2 вида, явно не имеющих ближайшего общего предка со всеми прочими членами комплекса (L. hyperboreus, L. schistisagus).

Структура взаимоотношений между членами этого обширного комплекса форм упрощенно представлена на рис. 3, а его ареал — на рис. 4. Первый из этих рисунков показывает, что внутри комплекса имеют место 29—32 [12] области пространственного контакта между хорошо дифференцированными формами, причем не менее 25—28 из них можно рассматривать как зоны контакта между видами. Среди последних для 15 (свыше 50 %) указывается гибридизация, которая в 11 случаях имеет регулярный или даже массовый характер (рис. 4).

Для темы настоящего раздела особый интерес представляют несколько

[12] Невозможность дать точную цифру во многом обусловлена неясностями в проведении границ между формами и, следовательно, разными оценками числа самих взаимодействующих форм (см. подпись к рис. 3).

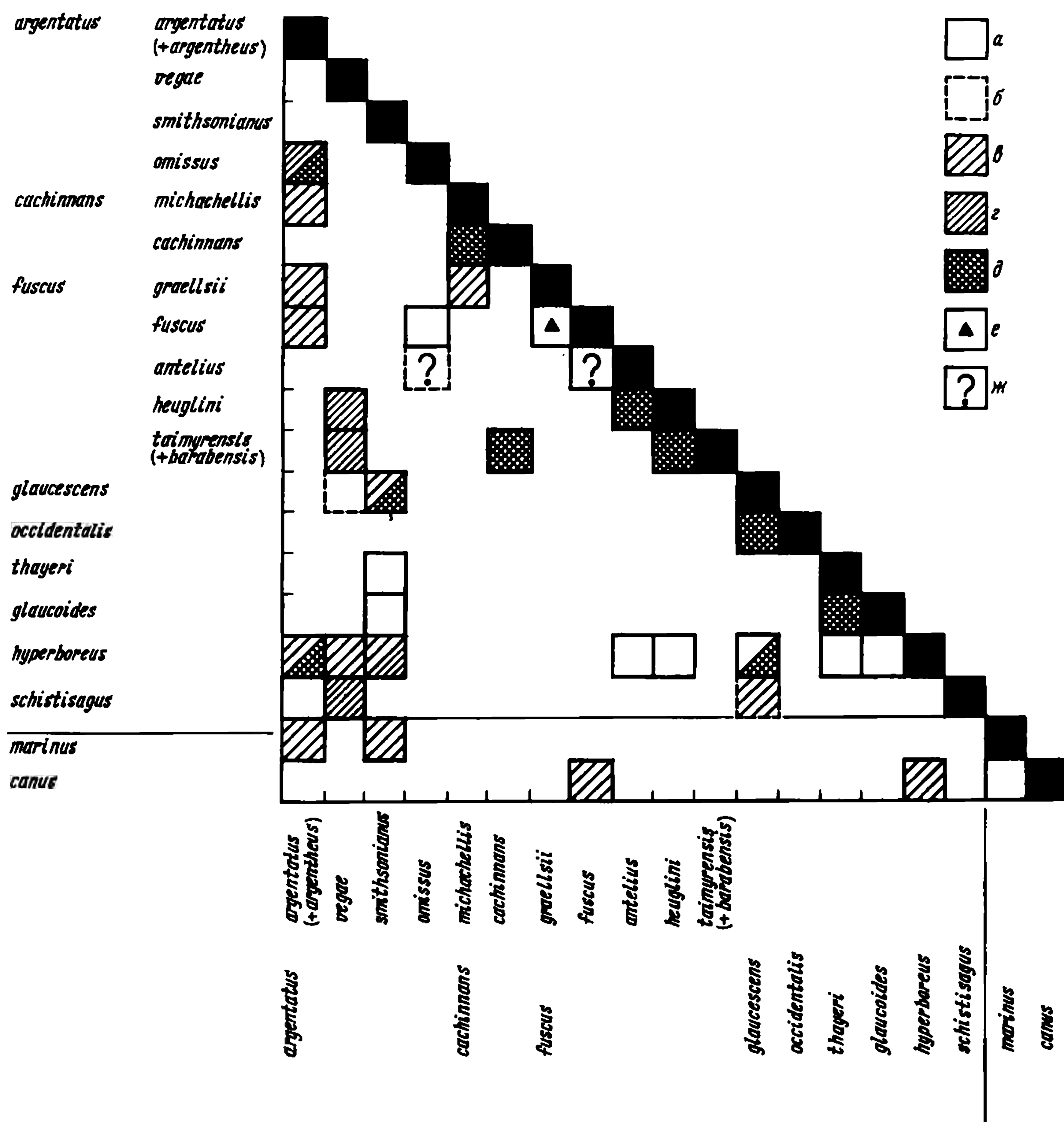


Рис. 3. Гибридизация в зонах контакта хорошо дифференцированных популяций в группе настоящих белоголовых чаек из северной Голарктики

а — зоны контакта; *б* — потенциально возможные зоны контакта (отсутствие достоверных данных); *в* — эпизодическая гибридизация; *г* — регулярная гибридизация; *д* — интрогрессивная гибридизация; *е* — популяция с устойчивыми промежуточными признаками (L. fuscus intermedius с южного побережья Северного моря промежуточна между скандинавскими L. f. fuscus и британскими L. f. graellsii); *ж* — ситуация детально не изучена.

Систематика группы крайне запутанна. Противоречивы мнения о статусе и видовой принадлежности почти каждой формы. Иногда подчеркивается удаленность vegae от европейских argentatus и близость ее к smithsonianus (Mayr, 1940) или к cachinnans (Kist, 1961). Форму omissus большинство авторов относят к L. argentatus, некоторые — к L. cachinnans (см.: Eigenhuis, 1986). Последнюю до недавнего времени объединяли с L. argentatus, сейчас ее видовая самостоятельность доказана (Marion et al., 1985). Предполагается гибридное происхождение graellsii (L. argentatus × × L. fuscus — Barth, 1968). Формы antelius и heuglini в нашей литературе относят к L. argentatus, большинство авторов — к L. fuscus (см.: Cramp, Simmons, 1983). Форму taimyrensis считают подвидом L. argentatus (Степанян, 1975), самостоятельным видом (Бутурлин, 1934) или продуктом гибридизации heuglini и vegae (Meise, 1975). Иногда объединяют виды L. glaucescens и L. argentatus (Mayr, Short, 1970), L. glaucescens и L. occidentalis (Ratti, 1983). L. thayeri иногда включают в состав вида L. argentatus (Kist, 1961), иногда объединяют с L. glaucoides (Ratti, 1983).

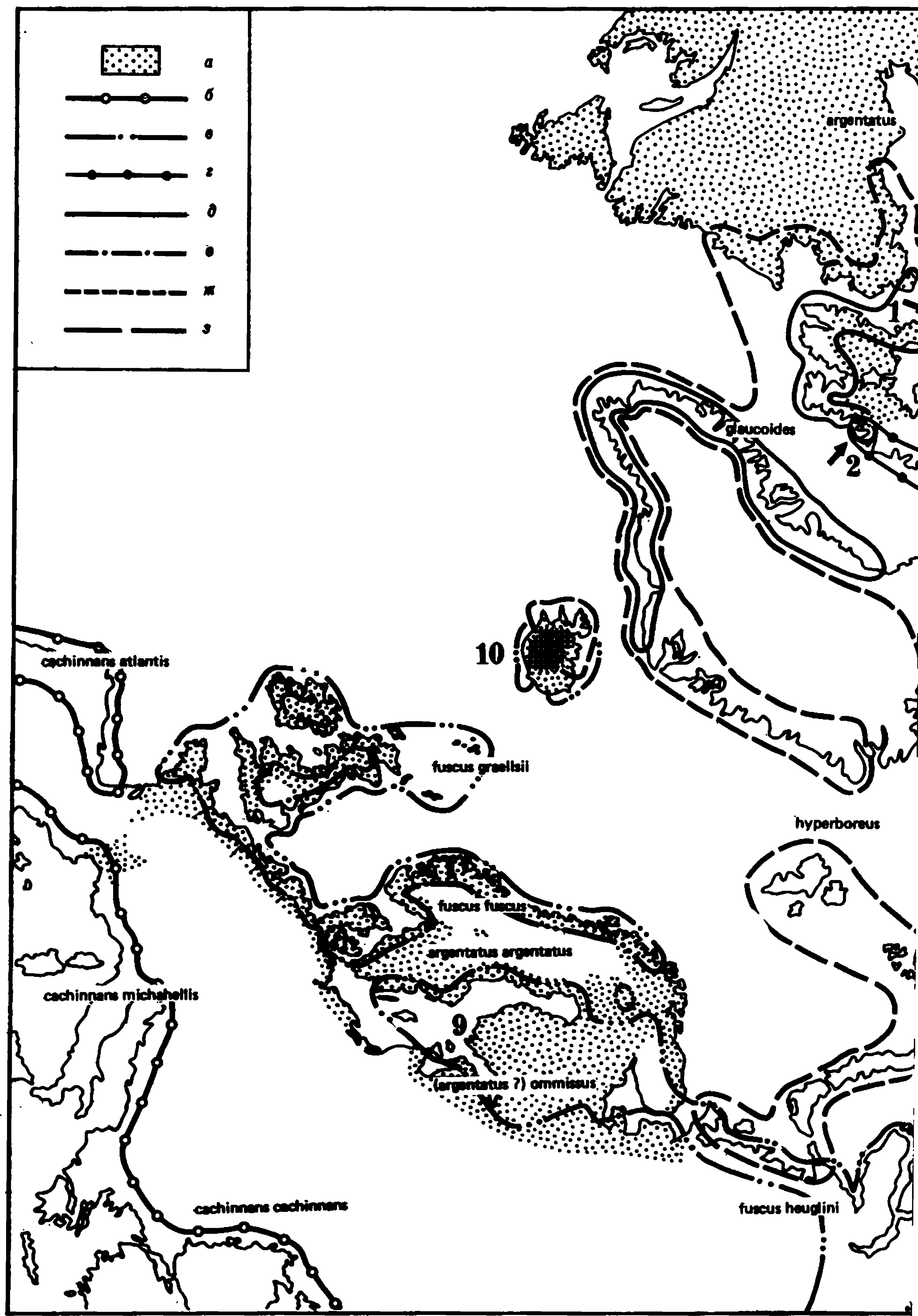
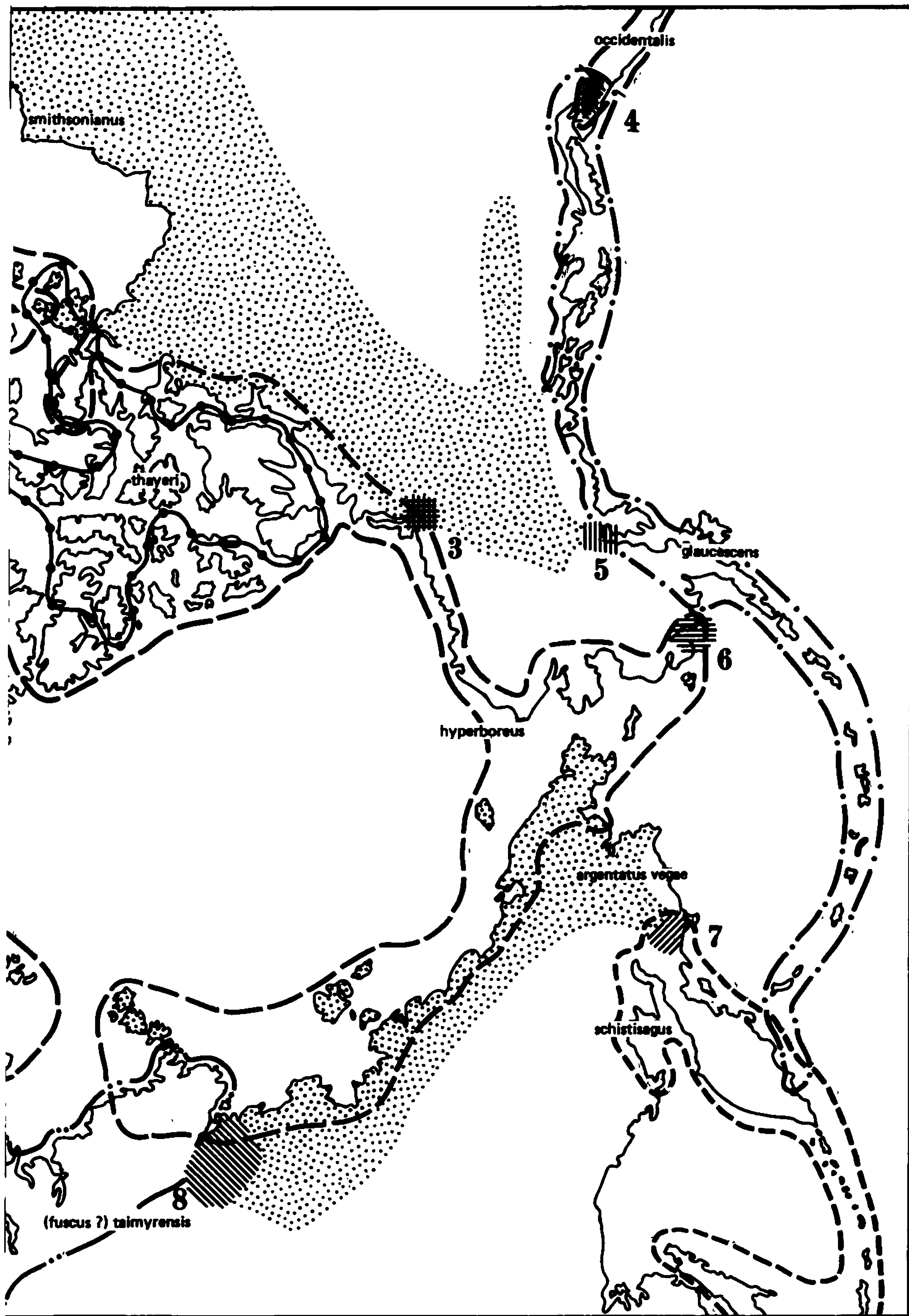


Рис. 4. Ареалы и зоны гибридизации некоторых видов больших белоголовых чаек рода Larus. Границы распространения подвидов не приводятся

а — argentatus; *б* — cachinnans; *в* — fuscus; *г* — thayeri; *д* — glaucoides; *е* — glaucescens; *ж* — schistisagus; *е* — hyperboreus.

Гибридные зоны: *1* — glaucoides×thayeri (о-в Саутгемптон); *2* — то же, о-в Баффинова Земля; *3* — argentatus smithsonianus×hyperboreus (устье р. Маккензи, Канада); *4* — glaucescens×oc-



cidentalis (северный участок Атлантического побережья США); *5* — argentatus smithsonianus× ×glaucescens (залив Кука, южная Аляска); *6* — glaucescens×hyperboreus (западная Аляска); *7* — argentatus vegae×schistisagus (юго-восток Корякской Земли); *8* — argentatus vegae× (fuscus?) taimyrensis (междуречье Хатанги и Анадыря юго-восточнее Таймыра); *9* — argentatus argentatus× ×(argentatus?) omissus (южная Финляндия); *10* — argentatus argentatus×hyperboreus (Исландия). Подробности и ссылки на источники см. Приложение: Laridae, Larus

ситуаций, которые, будучи весьма показательны сами по себе, приобретают фундаментальный эволюционный смысл на фоне только что обрисованной общей картины. Речь идет, во-первых, о гибридизации серебристой чайки L. argentatus и бургомистра L. hyperboreus в Исландии и, во-вторых, о возможности множественной гибридизации с участием нескольких видов в районе Берингии и Аляски.

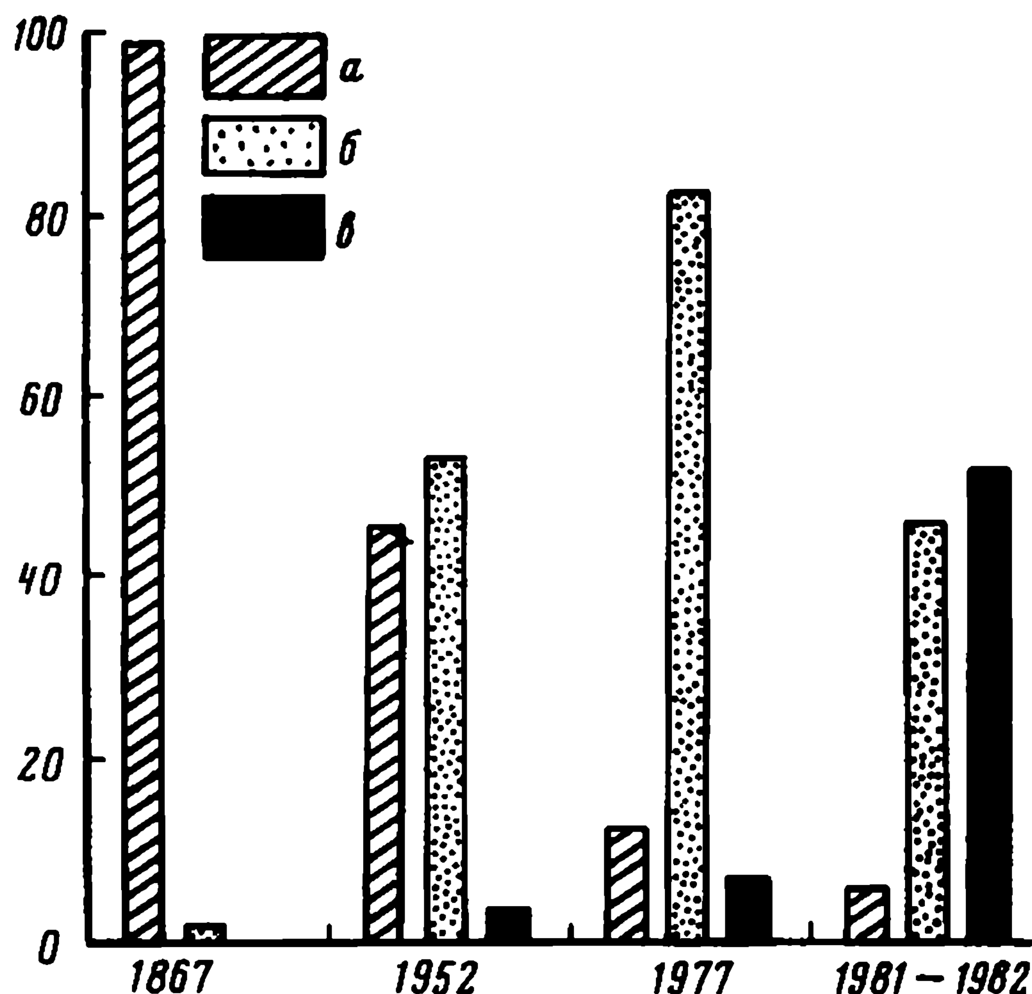
По данным А. Ингольфссона (Ingolfsson, 1970), инвазия L. argentatus в ареал L. hyperboreus в Исландию началась в конце 20-х гг. нашего века. Вопреки тому факту, что эти виды резко дифференцированы морфологически и этологически (Goethe, 1982), уже спустя 35 лет на значительной части территории Исландии основу местной популяции составляли особи гибридного происхождения (77—97 % в разных колониях), причем бургомистр здесь практически не встречался. По мнению А. Ингольфссона, случайная гибридизация бургомистра с чайками таксономически спорного комплекса argentatus — heuglini — vegae (см. рис. 4) возможна по всему северному побережью Евразии.

Недавно установлен также факт регулярной гибридизации бургомистра с американской серебристой чайкой L. argentatus smithsonianus на Аляске (Spear, 1987). В том же регионе, примерно в 1 тыс. км к западу, имеет место зона интерградации бургомистра и серокрылой чайки L. glaucescens (до 70 % гибридов; Strang, 1977), которая на юге Аляски, в свою очередь, гибридизирует с L. a. smithsonianus (Williamson, Peyton, 1963; Patten, Weisbrod, 1974), а еще южнее — с L. occidentalis (Hoffman, 1978). Из северных районов Тихоокеанского побережья Азии описана случайная гибридизация серокрылой чайки с тихоокеанской морской чайкой L. schistisagus, которая регулярно скрещивается здесь с местной формой L. (argentatus) vegae (Кищинский, 1980).

Не продолжая этот перечень гибридизирующих пар настоящих чаек (который полностью приведен в Приложении), остановимся на некоторых наиболее принципиальных моментах. Первый из них — это отсутствие резкой границы между случайной, регулярной и массовой гибридизацией. Виды, вступающие в сугубо эпизодическую гибридизацию в одном регионе, оказываются связанными отношениями интрогрессии в другом (или в других). При очень слабой освоенности орнитологическими исследованиями северных районов Голарктики (и в особенности Азиатского континента) нетрудно предположить, что число известных нам зон вторичной интерградации в дальнейшем существенно увеличится. Второй важный момент — это возможность формирования гибридогенных популяций уникального облика за счет интеграции генотипов сразу нескольких далеко дивергировавших форм. Именно это, по-видимому, имеет место в районе Берингии, в частности, на западном побережье Аляски (сравните выводы из работ: Ingolfsson, 1970; Strang, 1977). И наконец, третий принципиальный пункт состоит в следующем. Данные, которыми мы сегодня располагаем относительно взаимоотношений внутри комплекса настоящих белоголовых чаек, не противоречат фантастической на первый взгляд мысли, что столь далекие по происхождению и по локализации своих ареалов виды, как североевропейская L. argentatus и L. occidentalis с тихоокеанского побережья Северной Америки, могут быть связаны и поныне единым двусторонним потоком генов. В любом случае сегодня можно без колебаний утверждать, что отдаленная гибридизация сыграла не последнюю роль в дифференциации и эволюции группы настоящих чаек. Каковы конкретные механизмы этого процесса — вопрос особый, которого мы коснемся в другом месте (см. 5.2).

Рис. 5. Развитие гибридизации между кряквой Anas platyrhynchos и австралийской черной уткой A. s. superciliosa на юге Новой Зеландии (провинция Отаго)

а — кряква; *б* — австралийская черная утка; *в* — фенотипические гибриды. Из: Gillespie, 1985



Интрогрессивная гибридизация между далеко дивергировавшими формами (наподобие той, которая описана для L. argentatus и L. hyperboreus в Исландии) не является, вероятно, столь уж редким явлением у птиц. Как и в упомянутом случае, она может нести в себе угрозу исчезновения более малочисленного в данном регионе или более узкоареального вида (см., например: Trauger et al., 1971; Панов, Иваницкий, 1975б; Taylor, 1975; Gillespie, 1985). На заключительных стадиях процессов поглотительной межвидовой гибридизации в гибридогенной популяции наряду с численно доминирующими фенотипами промежуточного характера нередко присутствуют фенотипически чистые особи лишь одного из двух родительских видов.

Интрогрессивная поглотительная гибридизация в ряде случаев оказывается следствием интродукции одного вида в ареал другого[13]. При этом на первых порах гибридизация носит эпизодический характер (Menzford, 1984; Waldersee, 1986), все более углубляясь в дальнейшем. Разные стадии этого процесса прослеживаются во взаимоотношениях кряквы Anas platyrhynchos, интродуцированной в Австралию и Новую Зеландию, и эдемичной для этих регионов A. supersciliosa. В последнем из двух названных регионов A. superciliosa уже находится под угрозой исчезновения (Gillespie, 1985; см. рис. 5). К сходным последствиям иногда приводит гибридизация диких представителей местной фауны с домашней птицей. Например, в некоторых районах Западной Европы кряква Anas platyrhynchos широко гибридизирует с белыми домашними утками, так что гибриды в настоящее время составляют основную долю местной популяции «крякв» (Bossema, Roemers, 1985).

Одним из условий, благоприятствующих развитию интрогрессивной поглотительной гибридизации, является, вероятно, островная изоляция смешанной гибридизирующей популяции. Такая изоляция препятствует интенсивному притоку в местный генный пул генетического материала из «чистых», аллопатричных по отношению друг к другу популяций гибридизирующих видов. Многие из рассмотренных выше случаев относятся именно к этой категории (Yamashina, 1974; 1970; Taylor, 1975; Gillespie, 1985). К ним можно добавить и ряд других (см., например: Alerstam et al.,

[13] К сожалению, при интродукции пятнистого оленя Cervus nippon в Чехословакию ее инициаторам не был известен факт регулярной гибридизации в природе этого вида с изюбрем C. elaphus xanthopygus (см.: Шварц, 1980). После интродукции началась гибридизация пятнистого оленя с местным благородным оленем, поставившая под угрозу генетическую чистоту последнего вида (Bartos et al., 1981; Б. Крал, личное сообщ.).

1978; Sultana, 1978; см. также: Grant, Grant, 1982, с. 653). Впрочем, всевозможные «островные эффекты» не являются, по-видимому, необходимым условием формирования локальной гибридогенной популяции. Перемешиванию локальных популяций (в том числе гибридогенных с чистыми), не разделенных физическими барьерами, могут препятствовать и факторы социально-демографического характера — такие, например, как филопатрия особей (см.: Van Wagner, Backer, 1986).

Тот факт, что отдаленная интрогрессивная гибридизация не представляет редкости у птиц, хорошо объясним в свете многочисленных данных о низком уровне генетической дифференциации видов в этой группе позвоночных (см. 1.3). Возникает, однако, вопрос, насколько формирующиеся в ходе этих процессов гибридогенные популяции перспективны экологически. Эта проблема до сего времени решается в основном чисто умозрительно. Принципиальная возможность того, что гибридогенная популяция по своей экологической приспособленности будет в чем-то превосходить родительские формы, совершенно не исключена (Lewontin, Birch, 1966; Cousin, 1967; Short, 1969a; Мина, 1980). Эта мысль была подтверждена в работе Л. Саммалисто (Sammalisto, 1968), посвященной гибридизации двух резко дифференцированных подвидов желтой трясогузки (Budytes f. flavus×B. f. thunbergi). Гибридное потомство обладает максимальной резистентностью к низким температурам. Поскольку изменения климатических факторов на протяжении 13 лет наблюдений происходили непредсказуемо, в зоне контакта этих двух форм имело место подвижное равновесие между численностью гибридов и двух родительских форм. Не исключено, что при устойчивом сдвиге климата в сторону похолодания гибриды могут получить и более постоянное преимущество.

Косвенным свидетельством эволюционной перспективности некоторых гибридных популяций может служить их распространение в новые местообитания, не занятые родительскими формами (Панов, 1972) или вытеснение последних порожденными ими гибридными формами (см., например: Klaas, 1967).

В свете всего сказанного было бы недальновидно отрицать важную роль гибридизации у птиц в качестве одного из важных эволюционных факторов. Сошлемся здесь на мнение Л. Шорта (1969b, с. 449), который считает, что гибридизация оказала существенное влияние на эволюцию по крайней мере 15 % представителей авифауны Неарктики (рассматривались лишь надежно документированные случаи[14]).

1.3. Факторы репродуктивной изоляции

В 1935 г., задолго до упрочения в широких кругах зоологов концепции изолирующих механизмов, С. А. Серебровский предложил следующую классификацию изолирующих факторов, которые он называл «препятствиями к гибридизации».

1. Препятствия к встрече двух видов (географические и биотопические).
2. Препятствия к спариванию и осеменению (сезонные, рефлексологические и морфологические).
3. Препятствия к оплодотворению.

[14] Речь идет о 41 ситуации типа зон перекрывания с гибридизацией, гибридных зон и скоплений гибридов с участием 56 видов (20 надвидов).

4 и 5. Препятствия, обязанные трудностям появления на свет и пониженной жизнеспособности гибридного потомства.

Внешне эта классификация мало чем отличается от популярной сегодня классификации Э. Майра (1968), но имеет перед ней то преимущество, что не нагружена априорной информацией о способах генезиса изолирующих преград (см. 1.1.2). Модернизировать ее можно, объединив категории 1 и 2 в класс прекопуляционных барьеров, а категории 3—5 — в класс посткопуляционных и обозначив «рефлексологические» преграды как этологические.

Вопрос о природе посткопуляционных изолирующих барьеров выходит за рамки настоящей работы, тем более что принципы их функционирования у птиц могут обсуждаться сегодня в основном лишь на основе самых общих соображений. Методы сравнительного анализа кариотипов близких видов мало что могут дать в плане суждений о степени генетической совместимости, поскольку для птиц характерно высокое постоянство структуры кариотипа не только в пределах рода, но и внутри семейства (Булатова и др., 1971; Панов, Булатова, 1972а; Bulatova, 1973; Shields, 1982). При этом при полной внешней идентичности кариотипов у двух видов последние подчас уже в F_1 дают стерильное потомство (Slizynski, 1964).

Прогрессивный метод изучения структуры кариотипа с помощью С- и G-окрашивания хромосом до сих пор используется в кариологии птиц весьма ограниченно. Поставляя ценную информацию о генеалогии группы, он пока что не дает надежных прогнозов в оценке перспективности тех или иных скрещиваний. Например, кариотипы фазана и индейки отличаются лишь одной инверсией в Z-хромосоме (Stock, Bunch, 1982); однако уже в F_1 очень высока эмбриональная и ранняя постнатальная смертность, причем немногие выживающие гибриды полностью стерильны (Gray, 1958).

Не оправдались, по всей видимости, и недавние надежды найти надежный критерий для предсказания модуса отношений двух популяций (изоляция или гибридизация) в степени генетической дифференциации, исследуемой методами электрофореза белков. Сравнение генетических дистанций, вычисляемых на основе применения данных методик, не позволяет обнаружить сколько-нибудь очевидного соответствия между этим параметром и характером взаимоотношений тех или иных форм в зонах вторичного контакта. Оказалось, что при одинаково низких значениях генетических дистанций (Д менее 0,01 по шкале Нея) сосуществующие формы могут сохранять свою самостоятельность (Д=0,004; Johnson, Zink, 1983; см. также: Ryttman et al., 1981) либо вступают в неограниченную гибридизацию (Д=0,001—0,014; Ankney et al., 1986; Braun, Robbins, 1986; Grudzien, Moore, 1986). Широкая гибридизация наблюдается и между формами, генетическая дистанция для которых достаточно велика (Д=0,063—0,072; по: Braun et al., 1984; Braun, Robbins, 1986), соответствуя значениям Д для жестко изолированных близких симпатрических видов (в среднем 0,044 по: Barrowclough, 1980; 0,060 по: Avise et al., 1980а).

В ряде цитированных работ подчеркивается отсутствие конгруэнции между величиной генетической дистанции и степенью дивергенции морфологических признаков. Это обстоятельство заставляет с осторожностью относиться к привычной процедуре таксономического ранжирования популяций по степени их фенотипического сходства (Avise et al., 1980b; Corbin, 1981, 1983; Adams et al., 1984; Joseph, Hope, 1984) и затрудняет прогноз

Таблица 6

Величина генетических дистанций (по Нею) между популяциями высоких рангов в трех отрядах птиц (по: Ankney et al., 1986, с дополнениями)

Таксон (отряд)		Локальные популяции	Подвиды	Виды одного рода
Anseriformes	*n* *	6 **	40 **	45 ***
	$\bar{x}$	0,002	0,0034	0,092
	lim	0,000—0,006	0,000—0,011	0,001—0,186
Galliformes	*n*	6		3
	$\bar{x}$	0,0007		0,0067
	lim	—0,0015—0,0033		0,0051—0,0078
Passeriformes	*n*	113	86	71
	$\bar{x}$	0,0024	0,0048	0,0440
	lim	—0,0014—0,0125	—0,0014—0,0214	0,0078—0,1267
	n			6 ****
	$\bar{x}$			0,024
	lim			0,010—0,028

* Число сопоставлений:

** для Branta canadensis (подотряд Anserinae). Исследовано 6 подвидов, в двух из них — по 3 локальных популяции (Wagner, Baker, 1986).

*** Для рода Anas (подсем. Утиные Anatinae).

**** По данным: Avise et al., 1980 а для рода Catharus (Turdidae).

характера взаимоотношений тех или иных генеалогически близких форм в еще не изученных зонах их контакта (Мина, 1980).

Показано также, что величина генетической дистанции между локальными популяциями в пределах одного вида подчас соответствует генетическим дистанциям между формами, видовой статус которых никогда не вызывал сомнений. Кроме того, в разных отрядах птиц средние генетические дистанции между хорошими видами могут различаться на порядок (см. табл. 6). Формы, традиционно рассматриваемые в качестве подвидов, оказываются разделенными генетическими дистанциями, попадающими в границы спектра межвидовых дистанций (Van Wagner, Baker, 1986). Все это с полной очевидностью свидетельствует о том, что величина генетической дистанции (по крайней мере при современных возможностях ее вычисления[15]) не может служить надежным инструментом таксономического ранжирования популяций высоких рангов. Как справедливо отмечено в работе Онкни с соавторами, «. . .решения по поводу таксономического статуса (той или иной формы. — *Е. П.*) требует сведений о предпочтениях в выборе полового партнера, о характере брачного поведения, о приспособленности гибридов, а также исторических данных о стабильности гибридной зоны» (Ankney et al., 1986, с. 706).

Генетическая несовместимость является у птиц единственной формой посткопуляционных барьеров, поскольку какая-либо механическая изоляция (несоответствие в строении копулятивных аппаратов самцов и самок) здесь исключена.

[15] Очевидно, за счет артефактов метода можно отнести резко противоречивые оценки степени генетической дифференциации уток Anas platyrhynchos и A. rubripes. Согласно данным одной группы исследователей (Morgan et al., 1976) генетическая дифференциация между ними соответствует таковой у хороших видов; по мнению других (Ankney et al., 1986), A. rubripes не заслуживает даже статуса подвида и трактуется как меланистическая морфа внутри вида A. platyrhynchos.

1.3.1. Пространственная изоляция

К этой категории относятся географическая изоляция и изоляция по местообитаниям (биотопическая), иногда называемые также «топографической изоляцией» (Завадский, 1968). По схеме Э. Майра (1968) географическая изоляция создает чисто физические преграды, препятствующие контактам двух популяций, и потому не должна рассматриваться в одном ряду со всеми прочими изолирующими барьерами — экологическими, этологическими и генетическими, составляющими категорию собственно «изолирующих механизмов».

Биотопическую изоляцию вместе с временнóй (см. 1.3.2) относят к классу экологических изолирующих механизмов. Под биотопической изоляцией понимают все те случаи, когда популяции близких симпатрических видов, в силу их привязанности к «разным местообитаниям», разобщены в пространстве, что автоматически устраняет или сводит до минимума контакты между этими популяциями.

Будучи самоочевидным в столь общей формулировке, этот тезис далеко не всегда отражает реальную картину межвидовых взаимоотношений. Различия в биотопических предпочтениях близких симпатрических видов не обязательно имеют своим итогом эффективную их сегрегацию в пространстве. В этом можно легко убедиться, проанализировав широкий спектр ситуаций, в которых близкие виды демонстрируют приверженность к разным компонентам ландшафта.

Здесь в грубой схеме можно выделить 4 категории, которые в действительности связаны друг с другом постепенными переходами и в этом смысле образуют непрерывный ряд от полной пространственной сегрегации к фактически полному ее отсутствию:

1. В условиях симпатрии (в зоогеографическом смысле этого термина) близкие виды приурочены к разным ландшафтам. Например, один из них занимает низменности, а другой — высокогорья. Это крайнее выражение аллобиотопии, именуемое иногда «псевдосимпатрией» (по существу, здесь имеет место алло- или парапатрия).

2. Биотопические предпочтения резко выражены и принципиально различны. Например, один из двух видов приурочен к девственному лесу, а другой — к безлесным травянистым угодьям.

3. Биотопические предпочтения хорошо выражены, но сама структура растительного сообщества такова, что его гетерогенность имеет не дискретный (как в случае «лес—луг»), а континуальный характер. Например, в условиях лесостепи или саванны один вид приурочен к островкам леса, а другой — к участкам кустарниковых зарослей.

4. Биотопические предпочтения различаются в тонких деталях, близкие виды занимают своего рода «микроместообитания» в пределах единого, по существу, «местообитания». Конкретный пример такого типа пространственных взаимоотношений показан на рис. 6.

Можно видеть, что различия в биотопических предпочтениях приводят к эффективной пространственной сегрегации популяций лишь в первых двух случаях из четырех рассмотренных. Функционируя при этом в качестве надежных барьеров изоляции, биотопическая сегрегация здесь по принципам своего действия ничем, в сущности, не отличается от географической изоляции. Вероятно, и по характеру генезиса такая «биотопическая изоляция» есть не что иное, как своего рода отголосок «географической изоляции». Это заключение вытекает из гипотетической

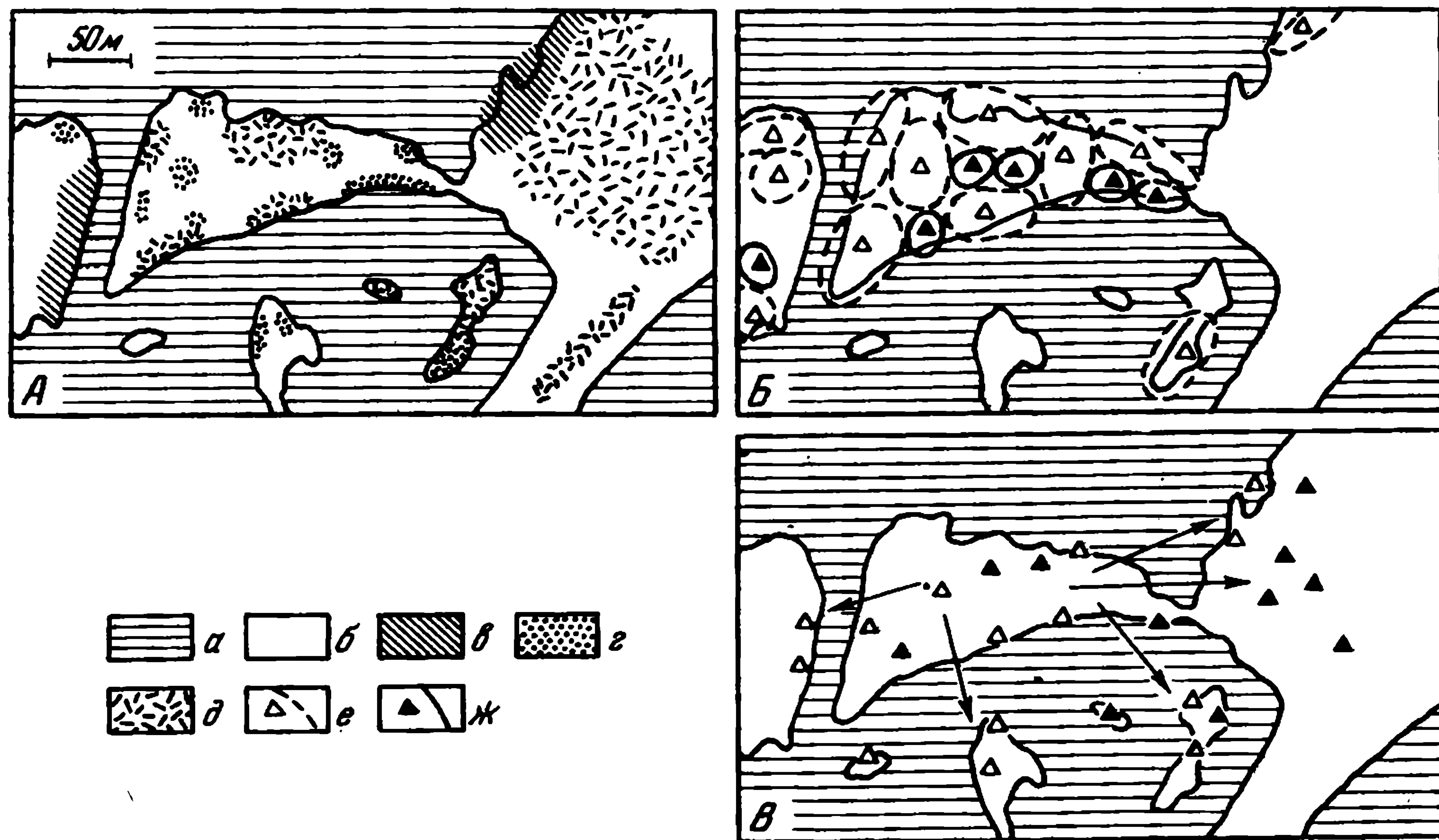


Рис. 6. Местообитания (*А*), размещение гнездовых территорий (*Б*) и места кормления (*В*) камышевки-барсучка Acrocephalus schoenobaenus и тростниковой камышевки A. scirpaceus в Великобритании

а — водоемы; *б* — поля; *в* — заросли тростника; *г* — кустарник; *д* — лес; *е* — камышевка-барсучок; *ж* — тростниковая камышевка. Из: Catchpole, 1973

схемы становления симпатрии, предложенной Д. Лэком (1949) и широко используемой эволюционистами до сих пор (см., например: Grant, 1984).

Д. Лэк рассмотрел два варианта становления симпатрии, из которых один приводит к формированию аллобиотопии (виды занимают разные местообитания), а другой — к симбиотопии (виды занимают общее местообитание) [16]. Согласно этой схеме, главным действующим началом в обоих случаях является межвидовая конкуренция из-за основных жизненных ресурсов (в первую очередь из-за пищи). Аллобиотопия разовьется в том случае, если вступающие во вторичный контакт виды уже в предшествующий период аллопатрии выработали некоторые различия в своих биотопических предпочтениях. В силу этого при установлении симпатрии каждый вид будет вытеснять другой из предпочитаемых им фаций ландшафта, так что тот в итоге окажется поделенным между этими конкурирующими видами. Итак, мы приходим к выводу, что становление биотопической изоляции обязано реализации (под действием экологической конкуренции) различий, приобретенных видами еще в условиях аллопатрии. Иными словами, биотопическая изоляция по характеру генезиса не является «специальным механизмом» предотвращения гибридизации.

В описанном процессе становления аллобиотопии маловероятны какие-либо существенные преобразования морфобиологических свойств, которые

---

[16] Как следует из сказанного ранее, граница этих двух категорий может быть лишь совершенно условной. Если в двух первых ситуациях из четырех рассмотренных бесспорно имеет место аллобиотопия, то в третьем (и в четвертом в особенности) можно говорить как об аллобиотопии, так и о симбиотопии. Одна из причин этого — невозможность строго определить, что такое «местообитание» и отграничить это понятие от понятия «экологическая ниша» (см.: Шенброт, 1986).

могли бы рассматриваться в качестве результата сопряженной эволюции видов. Иная картина, по мнению Д. Лэка, имеет место в том случае, если до начала установления симпатрии виды дивергировали не по биотопическим предпочтениям, а по характеру питания. Тогда, оказавшись в условиях симпатрии, они поделят общее местообитание (т. е. окажутся симбиотопичными), а их дальнейшая специализация, поощряемая конкуренцией, приведет к углублению дивергенции по тем признакам, которые непосредственно связаны с биологией питания (величина и форма клюва, размеры тела и т. д.). Усиление межвидовых различий по этим признакам, как полагают (Лэк, 1949, с. 67; Vaurie, 1951; Norrevang, 1959), будет совершенствовать и этологическую изоляцию, поскольку они одновременно могут функционировать и в качестве «видовых опознавательных признаков» (см. ниже).

При всей эвристической полезности схемы Д. Лэка, к которой полностью присоединяется Э. Майр (1968, с. 78—80), многие ее положения уязвимы для критики и требуют как пристального логического анализа самих оснований гипотезы, так и проверки ее соответствия реальным ситуациям.

Биотопическая сегрегация близких симпатрических видов возможна в случае соблюдения двух основных условий: 1) среда должна быть достаточно гетерогенной и 2) особи должны обладать способностью четко отличать одно «местообитание» от другого. Таким образом, первый вопрос, требущий дальнейшего анализа, состоит в том, какие ландшафты обеспечивают возможность расхождения близких видов по разным местообитаниям, а какие в принципе лишены этого свойства.

Другой вопрос касается динамических аспектов ландшафтной приуроченности видов. В последние годы бурного развития популяционной экологии стало очевидным, что характер связей вида с теми или иными местобитаниями в значительной степени является функцией таких демографических параметров популяции, как ее численность и плотность (см., например: Brown, 1969; Wiens, 1973). Помимо «оптимальных» местообитаний существуют и «субоптимальные» для вида, которые осваиваются в основном лишь в периоды пиков численности (обзор см.: Панов, 1983а). Экологическая пластичность многих видов птиц и их способность осваивать разные типы местообитаний должны, по-видимому, во многих случаях выступать в качестве важного фактора, противодействующего биотопической сегрегации.

Наряду с теми группами птиц, внутри которых адаптивная радиация так или иначе связана с расхождением видов по местообитаниям, существуют и другие, в пределах которых многие или большинство видов освоили для гнездования одинаковые или весьма однотипные биотопы. Таковы многие колониальные птицы, у которых взаимоотношения близких видов в период гнездования строятся не столько на взаимоисключении, сколько на взаимопритяжении. Вероятно, в подобных случаях поиски механизмов биотопической изоляции вообще лишены смысла.

Специальному анализу должен быть подвергнут вопрос об эффективности биотопической дифференциации как фактора репродуктивной изоляции. Если окажется, что случайная симпатрическая гибридизация между аллобиотопическими видами по своему размаху сопоставима с таковой у видов симбиотопических, можно будет с достаточными основаниями утверждать, что сегрегация видов по разным местообитаниям вообще не имеет прямого отношения к проблеме изолирующих барьеров, т. е. является не действующим, а всего лишь сопутствующим фактором (Завадский, 1968).

С интересующей нас проблемой этологической изоляции комплекс вопросов о биотопических предпочтениях (и о биотопической сегрегации) сосуществующих форм связан по крайней мере в двух важных аспектах. Прежде всего анализ биотопических отношений дает самую общую картину тех условий, на фоне которых имеют место межиндивидуальные (собственно этологические) взаимодействия между членами сосуществующих популяций. Характер биотопического распределения таких популяций предопределяет статистическую вероятность гетероспецифических контактов и тем самым вскрывает относительную роль чисто внешних (физических) преград в общей системе изолирующих факторов. Иными словами, в этом пункте мы имеем дело со способами функционирования барьеров изоляции в настоящем.

Второй аспект темы биотопической дивергенции выводит нас на проблему генезиса этологических барьеров изоляции, т. е. имеет дело с гипотетическими событиями в прошлом. Уже упоминалось о том, что, по мнению Д. Лэка (1949; Lack, 1971, и др.), те морфологические различия, которые возникают в процессе экологической дивергенции видов, могут вторично приобретать роль видовых опознавательных признаков. Согласно этой гипотезе, основным движущим фактором в приобретении такого рода различий являются конкурентные взаимоотношения близких форм в период становления симпатрии. Продолжением взглядов Д. Лэка об усилении межвидовых различий за счет такого рода сопряженной эволюции является гипотеза «смещения признаков» (character displacement). Вопрос о том, насколько эта гипотеза оправдывается в отношении собственно этологической дивергенции, будет неоднократно обсуждаться в дальнейшем (см., например, 1.3.3.Б.). Что же касается «признаков», дивергенцию которых можно было бы естественным образом трактовать как прямой результат экологической конкуренции (размеры тела, величина и форма клюва), то здесь остается еще слишком много спорного. Согласно предсказаниям гипотезы смещения признаков, различия между симпатрическими популяциями двух видов должны быть более значительными, чем между аллопатрическими популяциями тех же видов; соответственно несходство двух симпатрических видов одного рода должно существенно превышать несходство между аллопатрическими видами из того же рода. Анализ природных ситуаций показывает, что примеры, подтверждающие эти предсказания, сравнительно немногочисленны (Grant, 1972) и что интерпретации, благоприятные для данной гипотезы, требуют гораздо более пристальной и критической проверки (Майр, 1968, с. 81; Grant, 1975). Обзор обширной литературы приводит к предположению, что «. . .все случаи, описываемые как смещение признаков в условиях разделения симпатрическими видами местообитаний, могут быть обусловлены иными, чем конкуренция, причинами, например, влиянием различий климата, хищников и т. п.» (Роговин, 1986, с. 83). Гипотеза смещения признаков остается, однако, в арсенале теоретической экологии, и некоторые полученные в последние годы факты интерпретируются в ее пользу (Grant, 1984).

В рамках этих традиционных воззрений экологически детерминированная дивергенция морфологических признаков (используемых, как полагают, и при опознавании полового партнера) приурочена в основном или полностью к той стадии, когда близкие формы вступают во вторичный контакт, т. е. к «симпатрической стадии» процесса географического видообразования (см.: Grant, 1984, с. 125). Однако не исключено, что само установление симпатрии (в частном случае — симбиотопии) с после-

дующим успешным сосуществованием видов возможно лишь постольку, поскольку эти виды заметно дивергировали по всей сумме своих морфобиологических свойств уже на «аллопатрической стадии» к моменту их первой встречи (Bowman, 1961). Именно это гарантирует и поддержание репродуктивной изоляции между видами в период становления симпатрии (Short, 1969a).

1.3.2. Сезонная (хронографическая) изоляция

Под сезонной изоляцией понимают несовпадение во времени сроков размножения симпатрических популяций близких видов. Когда речь идет о птицах, точнее было бы говорить о несовпадении сроков образования пар, поскольку далеко не у всех видов птиц образование пар и гнездование тесно взаимосвязаны во времени. Формирование пар непосредственно предшествует репродукции лишь у перелетных моногамных видов. Что касается многих других (в основном оседлых) видов, для которых нормой является постоянство пар на протяжении всей жизни, то здесь вопрос о степени синхронности их репродуктивных сезонов не имеет прямого отношения к проблеме репродуктивной изоляции. То же самое можно сказать относительно ряда видов, у которых формирование пар происходит на зимовках — за пределами гнездового ареала и задолго до сезона размножения (таковы, в частности, многие виды Anseriformes).

Существует тенденция оценивать сходство или различия во временнóй локализации сезонов размножения близких видов по начальным датам этого процесса. Между тем даже при заметных различиях в сроках весеннего прилета близких видов (и соответственно в сроках начала формирования пар) в дальнейшем сезоны их размножения широко перекрываются. Это указывает на возможность постоянного присутствия в смешанной популяции холостых, сексуально активных особей (обзор по одновидовым популяциям см.: Панов, 1983а, с. 124). Таким образом, даже при явном несовпадении начальных сроков прилета и гнездования близких симпатрических видов эффективная сезонная изоляция может, по существу, отсутствовать.

Как и в отношении биотопической изоляции, чисто умозрительно решается до сих пор вопрос о возможных путях генезиса сезонной изоляции. Формируются ли различия в сроках гнездования близких симпатрических видов на почве их сопряженной эволюции (например, путем отбора на несходство по принципу «смещения признаков») или же перед нами результат дивергенции по этому признаку, имевшей место еще в условиях аллопатрии? Судить об этом можно на основе обзора данных по срокам образования пар в аллопатрических популяциях близких видов, с одной стороны, и в симпатрических популяциях тех же видов — с другой. Важную информацию может дать также сопоставление сроков начала размножения в аллопатрических популяциях тех форм, которые широко гибридизируют в парапатрических зонах вторичного контакта. Наконец, полезно было бы провести широкий сравнительный анализ степени различий в фенологии близких симбиотопических видов, для которых сезонная изоляция — в соответствии с концепцией изолирующих механизмов — насущно необходима, и аллобиотопических, изолированных друг от друга пространственно[17]. При всей значимости такого анализа

[17] При этом необходимо помнить об условности разграничения «симбиотопических» и «аллобиотопических» видов (см. выше, 1.3.1).

для верификации идеи об адаптивности сезонной изоляции как «изолирующего механизма» (в строгом смысле этого термина) эти вопросы до сих пор никем не ставились, а важность сезонной изоляции постулировалась в основном на том основании, что близкие симпатрические виды зачастую размножаются «в разные сроки».

1.3.3. Этологическая изоляция

По определению, этологическая изоляция основана на различиях в облике и в поведении близких видов. Эти различия позволяют особям каждого данного вида адекватно опознавать потенциальных половых партнеров при первой встрече и препятствуют развитию половых отношений между индивидами, принадлежащими к разным видам. По мнению Э. Майра (1974), этологические преграды составляют самый важный класс «изолирующих механизмов» (разр. моя. — *Е. П.*). Продолжая эту мысль, можно даже предположить, что все рассмотренные выше изолирующие преграды (биотопические и хронографические) зачастую оказываются «действенными» лишь в силу стойкости этологических барьеров изоляции.

1.3.3А. Общее состояние вопроса и недостатки традиционных подходов

Вопреки той важности, которая справедливо приписывается явлениям этологической изоляции в синтетической теории эволюции, степень и характер изученности этого явления оставляют желать лучшего. Основная причина этого, на наш взгляд, состоит как в отсутствии разработанной концептуальной схемы (или теоретической модели) этого круга явлений, так и серьезных попыток создать прочную теоретическую базу для дальнейших исследований в этой области. Такое положение вещей естественным образом ведет к бессистемному сбору эмпирического материала. В подобных случаях даже быстрое накопление фактических данных, в той или иной степени относящихся к делу, в очень малой степени приближает исследователей к пониманию истинной сущности исследуемых явлений.

Представления об этологической изоляции возникли на стыке эволюционной теории, популяционной генетики и этологии. Это значит, что все три названные дисциплины должны внести свой вклад в создание теории этологической изоляции. Такая попытка синтеза действительно была предпринята в конце 1940-х—начале 1960-х годов. В этот период в выдвижении и пропагандировании данной проблемы приняли участие видные эволюционисты (Майр, 1947; Sibley, 1957, 1961; Blair, 1958; Mayr, 1958; Spieth, 1958) и этологи (Hinde, Tinbergen, 1958; Hinde, 1959; Marler, 1960). К этому же периоду относятся первые попытки экспериментального изучения этологической изоляции генетиками — в основном на лабораторных популяциях Drosophila (см., например: Ehrman, 1961; Эрман, Парсонс, 1984).

Названными исследованиями были заложены основы наших сегодняшних представлений об этологической изоляции и очерчен круг вопросов, подлежащих дальнейшим углубленным исследованиям, главными действующими лицами в которых по необходимости должны были стать этологи. Однако приходится констатировать, что продвижение вперед в последующие четверть века оказалось весьма незначительным. Профессиональные этологические исследования в этой области, давшие дей-

ствительно новые результаты, можно перечислить по пальцам (см., например: Dilger, 1962). Несомненный прогресс в наших знаниях об общих принципах организации поведения не оказал существенного влияния на концепцию этологических изолирующих механизмов, которая в настоящее время в целом находится на той же стадии, что и в начале 1960-х годов. Построения видных этологов, предложенные в то время, превратились в своего рода догму — вместо того, чтобы получить творческое развитие на базе несомненных последующих достижений общей и экспериментальной этологии.

Современное состояние проблемы конспективно можно охарактеризовать следующим образом.

1. Монополия доктрины «видовых опознавательных признаков». В этой системе взглядов (см.: Кистяковский, 1958) явно или неявно предполагается, что надежное распознавание «своих» (конспецифических партнеров) и «чужих» (представителей близкого вида) зиждется именно на тех межвидовых различиях в облике и поведении, которые непосредственно фиксируются наблюдателем. Поскольку при этом не учитывается возможность кардинальных различий в восприятии животных и человека, этот подход можно назвать «априорным антропоморфизмом».

2. Основной (если не единственный) способ классификации этологических преград основан на критерии модальности тех или иных сигналов (визуальные, акустические, ольфакторные и т. д.). Такая классификация предопределяет возможность рассмотрения сигналов (или стимулов) разных модальностей вне связи друг с другом. В качестве примера упомянем огромное количество исследований, направленных на выявление возможной изолирующей роли акустической сигнализации при полном пренебрежении всеми прочими особенностями поведения исследуемых видов.

3. Следствием названных подходов оказывается недооценка важнейшего свойства коммуникативного поведения — его неаддитивности. Это связано с недоучетом значимости таких основополагающих этологических принципов, как возможность суммации стимулов, их взаимозаменяемость, смены одних ведущих стимулов другими во времени и т. д.

4. Попытки рассматривать поведение особи в качестве конгломерата, механической суммы разных типов активности (агрессивной, половой, комфортной) приводят к искусственному отделению половой сферы, как имеющей непосредственное отношение к проблеме этологической изоляции, от всех прочих сторон биологии и поведения вида. В результате в литературе почти отсутствуют комплексные сравнительные исследования видов, направленные на всесторонний анализ их дивергенции с выходом на проблему репродуктивной изоляции.

5. Объектом для изучения этологической изоляции в подавляющем большинстве случаев служат пары видов, полностью репродуктивно изолированных. Это обстоятельство не позволяет оценить относительную важность тех или иных категорий поведения в общей системе изолирующих барьеров. Итогом такого рода исследований оказывается, во-первых, дальнейшее упрочение типологического подхода (см. пункт 1) и, во-вторых, тривиальный вывод о поразительной устойчивости этологических преград.

Наиболее интересные случаи ограниченной межвидовой гибридизации крайне редко подвергаются детальному этологическому анализу. Отсутствуют широкие сравнительно-этологические исследования в тех таксономических группах, в которых часть видов вступает в ограниченную

гибридизацию, а другие жестко изолированы друг от друга. Между тем, как мы полагаем, именно этот путь перекрестного сравнительного анализа может дать наиболее ценные сведения относительно принципов действия этологических барьеров и об их сильных и слабых звеньях.

Таково общее состояние того раздела этологии, который призван способствовать прогрессу наших знаний о принципах функционирования этологических преград. Разумеется, на этом фоне эпизодически появляются интересные, яркие и плодотворные исследования, но не они определяют научный климат в данной области. Подобное состояние дел в этологии естественным образом приводит к тому, что эволюционисты, кровно заинтересованные проблемой этологической изоляции, в большинстве случаев получают из рук профессиональных этологов некачественный первичный продукт. Отсюда многие заблуждения — такие, например, как мнение о том, что «. . .любых количественных различий (в поведении близких видов. — *Е. П.*), очевидно, достаточно для предотвращения одновременной готовности к спариванию особей разных видов» (Майр, 1974, с. 75). В результате словосочетание «этологическая изоляция» во многих случаях начинает играть роль своего рода «убежища незнания». Например, в попытках объяснить дизруптивный отбор становлением этологических преград внутри первоначально панмиктичной популяции, мы, по существу, лишь переводим проблему с одного языка на другой, ни в какой мере не решая ее.

Мы полагаем, что для глубокого понимания механизмов становления этологической изоляции, которое имело бы необходимую объяснительную и прогностическую ценность, совершенно недостаточно изучения эффективно действующих этологических барьеров. Ничуть не менее важен анализ факторов, способствующих гибридизации. Изучение единичных случаев симпатрической гибридизации должно дать информацию, важную в основном для этологии (выявление принципов распознавания животными объектов сложной полимодальной природы), тогда как исследование гибридных зон представляет огромный интерес для генетики поведения и теории эволюции.

1.3.3Б. Представления о механизмах опознавания конспецифического полового партнера

Организм существует в сложном мире разнообразных и меняющихся стимулов. Чтобы ориентироваться в этом мире, животное должно обладать способностью к выделению значимых стимулов из обильного потока поступающей извне информации. Сложность этой задачи состоит в том, что значимость для особи того или иного объекта и генерируемых им стимулов не остается постоянной во времени. Значимый стимул может со временем стать безразличным для животного, а объект нейтральной природы способен превратиться в источник стимулов первостепенной важности. Временна́я динамика восприятия мира стимулов в норме подчинена режимам эндогенной ритмики, которые в определенных обстоятельствах могут модифицироваться чисто внешними воздействиями.

Выявление индивидом источников значимых стимулов как маркеров того или иного класса объектов (потенциальный хищник, территориальный конкурент, половой партнер и т. д.) можно назвать процессом опознавания. Если речь идет об опознавании себе подобных в их противопоставлении особям других видов, то критерием для такого опознавания в прин-

ципе могут служить все без исключения признаки и свойства опознаваемого индивида. У птиц такие признаки группируются в соответствии с двумя основными модальностями: оптической и акустической, поскольку все прочие сенсорные системы (например, обоняние) развиты слабо и практически не изучены с точки зрения их возможной коммуникативной функции.

Среди оптических сигналов можно выявить статичные (особенности внешнего облика опознаваемой особи) и динамические, источником которых служат все формы двигательной активности индивида.

Теоретически возможны два принципиально различных способа опознавания: 1) на основе какого-либо одного признака, выступающего в качестве так называемого «знакового» (или ключевого) стимула (Lack, 1940), и 2) на основе всей комбинации признаков, ни один из которых сам по себе не играет решающей роли (Chantrey, Workman, 1984). Во втором случае можно говорить о неаддитивности признаков, комплекс которых составляет нечто большее их механической суммы, а опознаваемый объект выступает в виде целостного образа — гештальта. В принципе не исключены и другие способы опознавания, в той или иной степени промежуточные между названными.

Понятно, что при изучении способов опознавания особями друг друга подавляющее большинство исследователей осознанно или неосознанно исходят из гипотезы «опознавания на основе знаковых стимулов». Для этого есть две причины. Во-первых, принципиальная возможность адекватного опознавания по одному признаку (или немногим признакам) показана экспериментально. Например, агрессивную реакцию самца можно вызвать, установив на его территории одну лишь переднюю часть тела другого самца того же вида (или даже одну его голову). Хотя эти опыты не доказывают универсальности данного способа опознавания, они дают в руки исследователей конкретную методику для постановки дальнейших экспериментов.

Не следует, однако, упускать из виду опасность превращения эксперимента в самоцель. Все те возможности, которые предоставляют исследователю кажущиеся интуитивно ясными экспериментальные процедуры, не должны становиться преградой на пути изучения сложнейших процессов, не поддающихся одному только экспериментальному тестированию. К числу таких предельно сложных, внутренне противоречивых процессов относится процесс опознавания целостных образов. Мы полагаем, что именно этой теме принадлежит будущее в этологии вообще и в исследовании проблемы этологической изоляции в частности.

Роль статичных оптических признаков

Особенности внешнего облика особи, определяющие общий контур тела, равно как и специфику окраски покровов, еще Ч. Дарвин (1899) рассматривал в качестве важных опознавательных признаков у птиц. К их числу следовало бы, вероятно, отнести и общие размеры особей. Значимость такого рода оптических признаков в сфере внутривидовых отношений была показана в ряде полевых экспериментов с искусственным изменением облика самцов. Например, изменение силуэта самца может приводить к снижению его привлекательности для конспецифических самок (Andersson, 1982). Значение видоспецифической окраски для внутривидового опознавания подтверждается несомненной реальностью имприн-

тинга на окраску родителей и сиблингов (Cheke, 1969; Immelman, 1972a, b; Walter, 1973; Sherrod, 1974; Cooke, McNally, 1975; Kruijt et al., 1982). В популяциях, для которых характерен генетический полиморфизм окраски, импринтинг может способствовать положительным ассортативным скрещиваниям (Cooch, Beardmore, 1959).

Вместе с тем многие факты заставляют с опаской отнестись к переоценке окраски в качестве ведущего опознавательного признака. У многих видов птиц окраска обоих полов подвержена возрастной и сезонной изменчивости. При этом, однако, носители всех (подчас весьма несходных между собой) вариантов окраски имеют равный успех в приобретении половых партнеров. Особенно показателен тот случай, когда самцы младших возрастных групп успешно размножаются в «самочьем» наряде, резко отличном от окончательного брачного наряда взрослых самцов (Rohwer, 1978; Procter-Gray, Holmes, 1981; Price, 1984). У ряда видов такие самцы с феминизированным обликом могут резко преобладать в числе над самцами с ярко выраженными вторично половыми признаками (обзор см.: Панов, 1968, с. 154). В тех популяциях, где и самцам, и самкам свойствен дискретный генетический полиморфизм окраски, при общей тенденции к положительному или отрицательному ассортативному скрещиванию довольно велико и число «смешанных» пар (Cooch, Beardmore, 1959; Davis, O'Donald, 1976; Abraham et al., 1983; Knapton, Falls, 1983). В некоторых популяциях таких видов какая-либо ассортативность скрещиваний вообще отсутствует (Shaughnessy, 1970; Devilliers, 1978; Wink et al., 1978; Gotmark et al., 1981; McNutt, 1984; Обухова, Креславский, 1985).

Если от внутривидовых отношений перейти к межвидовым, то здесь первое, что бросается в глаза, — это обилие случаев парапатрической гибридизации между формами, резко различными по окраске самцов (Meise, 1928; Дементьев, 1940; Sibley, Short, 1959, 1964; West, 1962; Short, 1965, 1972б; Bock, 1971; Short et al., 1983б; Moore, 1987; и мн. др.; см. рис. 3 и Приложение). Широкий размах гибридизации во всех зонах парапатрии свидетельствует о полном отсутствии избирательности самок в отношении внешнего облика самцов. Показательны также случаи регулярной и даже интрогрессивной гибридизации между симпатрическими видами, резко различающимися по окраске и по другим внешним признакам (размеры, пропорции и т. д. — см. рис. 7). Особо следует отметить факты массовой гибридизации между формами, особи которых значительно (иногда вдвое) разнятся по общим размерам (Jouventin, Viot, 1985).

Специальных экспериментальных исследований по межвидовой избирательности было предпринято сравнительно немного. На основе опытов с подстановкой чучел конспецифических и неконспецифических особей на индивидуальные участки размножающихся пар дарвиновых вьюрков Д. Лэк (1949) заключил, что они опознают себе подобных, руководствуясь величиной и формой клюва. Позже было показано, что этот признак действительно важен в опознавании у данных видов, хотя и не является единственным средством дискриминации (Ratcliffe, Grant, 1983a; Grant, 1984).

Эксперименты с чучелами имеют тот недостаток, что позволяют изучать в основном реакции птиц на территориального конкурента, а не на полового партнера. Например, самцы двух видов американских дубоносов Pheucticus достоверно чаще атакуют чучела самцов своего, чем другого вида. Распознавание базируется на особенностях видоспецифической

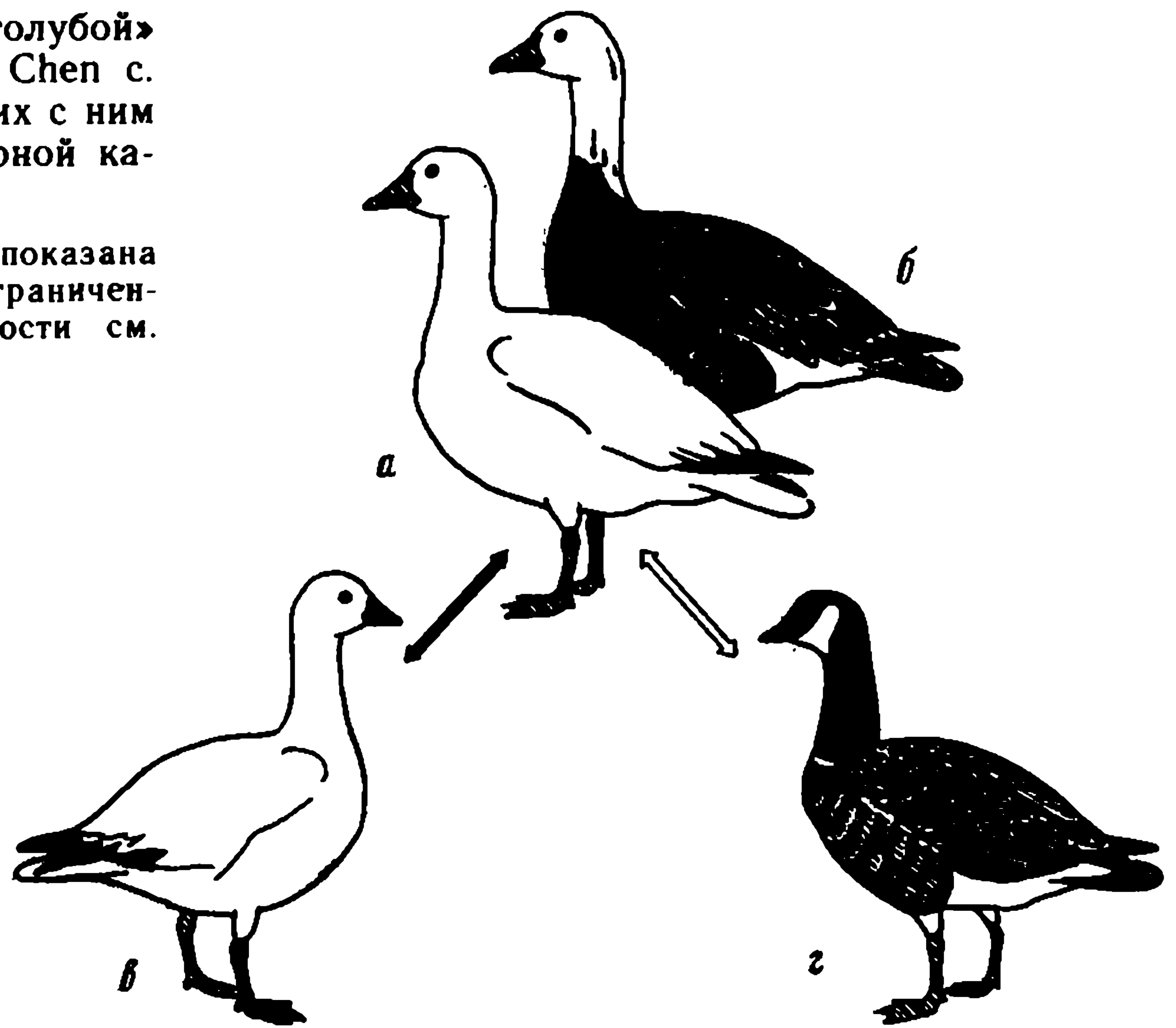


Рис. 7. Окраска белой (*а*) и «голубой» (*б*) морф малого белого гуся Chen c. caerulescens и гибридизирующих с ним гуся Росса Ch. rossi (*в*) и черной казарки Branta canadensis (*г*)

Интрогрессивная гибридизация показана черной стрелкой, регулярная ограниченная — белой стрелкой. Подробности см. Приложение: Anseriformes

окраски, но не вокализации (Kroodsma, 1974b). Несколько иные результаты были получены при изучении антагонистических (территориальных) отношений самцов в смешанной популяции двух гибридизирующих видов червеедок (Vermivora pinus, V. chrysoptera). Удалось показать, что при всей важности окраски как видового опознавательного признака эту ее функцию неправомерно анализировать без учета межвидовых различий в вокализации (Gill, Murray, 1972). В цитированной работе ставится, но не решается вопрос о том, оправданно ли рассматривать события в сфере взаимоотношений однополых территориальных конкурентов в качестве модели процессов распознавания полового партнера. Без ответа на этот вопрос значимость экспериментов с чучелами для понимания принципов этологической изоляции остается спорной.

Перспективная методология изучения изолирующей роли окрасочных признаков предложена в работе Н. Смита (Smith, 1966). Он установил, что перекрашивание окологлазничного кожистого кольца у самцов чаек меняет отношение к ним конспецифических самок на стадии образования пар: самки отвергают конспецифических самцов, перекрашенных под другой вид, и формируют пары с неконспецифическими самцами, перекрашенными под конспецифических. Вместе с тем перекрашивание самцов уже после образования пар никак не сказывается на дальнейших взаимоотношениях партнеров внутри таких пар. Что касается самцов, то они охотно формируют пары с перекрашенными самками своего вида, но в дальнейшем не спариваются с ними, из-за чего пары распадаются.

Эти опыты показывают, во-первых, что такие тонкие детали окраски, как цвет окологлазничного кольца и его контраст с цветом радужины могут в принципе играть роль важных опознавательных признаков (другой пример см.: Hardy, 1966) [18]. Но гораздо более существенно другое: поня-

[18] Ряд более поздних исследований показывает, что роль этих признаков в опознавании половых партнеров у чаек может оказаться преувеличенной (Short, 1969a, с. 101; Strang, 1977; Ratti, 1984). В этом смысле показательно существование широкой гибридизации с участием (в разных комбинациях) всех четырех видов, послуживших объектом исследования Н. Смита (см. рис. 3, 4 и Приложение).

тия «признак» и «стимул» неравнозначны. Один и тот же признак может служить важным стимулом в опознавании полового партнера для особей одной половой группы и быть несущественным в этом плане для индивидов противоположного пола. Кроме того, значение признака в качестве стимула может быть различным на разных этапах репродуктивного цикла и даже в разное время суток (Gosney, Hinde, 1976). На одних отрезках времени релизерная роль признака невелика либо ничтожна, на других он становится критически важным стимулом (Панов, 1978). Между тем при постановке полевых экспериментов по межвидовому опознаванию нестационарность в ответах на внешнюю стимуляцию редко принимают во внимание. В результате к интерпретациям полученных данных приходится относиться с большой осторожностью, тем более что такого рода эксперименты несвободны от множества других артефактов.

Роль акустических сигналов

В 1940-х—1950-х годах основное внимание этологов было сконцентрировано на изучении оптической сигнализации (в частности, ее роли как фактора репродуктивной изоляции), поскольку эта сфера деятельности не требовала использования иных технических средств, кроме фото-и киноаппаратуры. Начиная с 1960-х годов в связи с началом широкого распространения магнитофонной техники появилась возможность применения разнообразных методов электроакустического анализа звуковой сигнализации. В результате в среде исследователей поведения интерес резко сместился в сферу так называемой биоакустики, так что за последние два-три десятилетия в этой области накопилась поистине колоссальная литература (обзоры см.: Greenewalt, 1968; Hinde, 1969; Thorpe, 1972; Ильичев, 1972; Konishi, 1974; Cramp, Simmons, 1980a, b, 1983; Kroodsma et al., 1983a, b; Marler, 1983; Gailly, 1984).

Никак не умаляя той огромной роли, которая принадлежит звукозаписывающим устройствам в сфере фиксации и анализа первичного материала, следует подчеркнуть и возникающие здесь опасности. Первая из них состоит в том, что эти методы зачастую создают иллюзию полной объективности в сфере описания, что само по себе снижает требования исследователя к вдумчивому планированию сбора материала. Вторая опасность выступает как оборотная сторона основного преимущества магнитофонной техники — возможности получить большой материал за короткое время. В результате исследователь зачастую оказывается обладателем многих километров фонограмм, собранных без явного предварительного плана и соответственно выходящих из-под контроля на последующих стадиях обработки и интерпретаций. Иными словами, здесь как нигде велика угроза использования ложного принципа «фиксируй все, что видишь» (Purton, 1978). Анализ литературы показывает, что изложенные выше опасения отнюдь не лишены оснований.

При изучении изолирующей роли межвидовых различий в вокализации залогом успеха является адекватное применение сравнительного подхода. Любые сопоставления требуют правдоподобного описания структуры сравниваемых объектов. Поэтому первый вопрос, который невозможно миновать: какого типа систему представляет собой акустический репертуар вида?

Некоторые исследователи до сих пор придерживаются ранних этологических воззрений, согласно которым акустический репертуар вида может быть описан в виде простого перечня дискретных сигналов одного уровня.

Назовем такой подход «одномерно-типологическим». Ему можно противопоставить иной принцип — «комбинаторно-иерархический». В рамках этого второго подхода выделяется некоторое число исходных элементарных сигналов (или типов сигналов), которые за счет более или менее свободной комбинаторики дают все разнообразие видового акустического репертуара. Последний в этом случае оказывается континуальным, или квазидискретным, так что при разбиении его на отдельные «типы сигналов» выясняется, что они связаны друг с другом сложными взаимопересекающимися отношениями — через множество промежуточных вариантов (в качестве примеров см.: Вепринцев, Заблоцкая, 1982; Scheich et al., 1983; рис. 8).

В рамках «одномерно-типологического» подхода сравнение репертуаров близких видов не создает видимых трудностей, поскольку задача здесь состоит во взаимно-однозначном сопоставлении «гомологичных» друг другу членов двух (или более) дискретных перечней. В случае применения «комбинаторно-иерархического» подхода возникает гораздо более сложная задача сопоставления не только «сигналов» как таковых, но и существующих между ними системных связей. Таким образом, хотя на первый взгляд вопрос о «строении» видового акустического репертуара у птиц выходит за рамки проблемы этологической изоляции, в действительности он оказывается решающим для всех наших последующих суждений о степени сходства и различий в вокализации сравниваемых видов.

Обходя эту проблему, большинство исследователей, занятых изучением изолирующей роли вокализации, изначально исходят из традиционного одномерно-типологического подхода. Это дает им возможность подходить к сравнительному анализу лишь одного «типа сигналов», а именно песен, оставляя в стороне все прочие акустические характеристики сравниваемых видов (так называемые позывки). Эта стратегия имеет в своей основе правдоподобное предположение, что песня служит главным сигналом, обеспечивающим опознавание конспецифических половых партнеров в момент их первой встречи, но игнорирует тот факт, что начиная с этого момента большинство взаимодействий обслуживается, наряду с песнями, также прочими социально важными звуками типа позывок, не говоря уже о всем многообразии визуальных сигналов. Не останавливаясь долее на прочих дефектах рассматриваемого подхода, рассмотрим основные направления его развития в современный период.

1. Сопоставление уровней сходства (различий) в песнях у форм, гибридизирующих друг с другом, и у видов, не вступающих в гибридизацию. Результаты этого направления можно обобщить следующим образом: не гибридизирующие виды, как и следовало ожидать, имеют «разные» песни. Вместе с тем то же самое зачастую справедливо для гибридизирующих форм (Haartmann, Löhrl, 1950; Dixon, 1955; Ficken, Ficken, 1967; Short, 1972; Kroodsma, 1974b; Emlen et al., 1975; Кирпичев, 1980; Goethe, 1982; Nadler, Ansorge, 1982; Morrison, Hardy, 1983; Sparling, 1983; см. рис. 9). В свете сказанного возникает вопрос, как оценивать «степень различий» между столь сложными и изменчивыми структурами, каковыми в большинстве случаев являются песни птиц?

2. Сопоставление меры различий между песнями представителей симпатрических и аллопатрических популяций каждого из двух (трех и т. д.) близких видов. Пока материалов такого рода было немного, они как будто бы подтверждали гипотезу смещения признаков (Lack, Southern, 1949; Marler, 1960). Однако целый ряд более поздних исследований не укладывается в ее предсказания (Thielke, 1973; Ordal, 1976; Becker, 1977a, b;

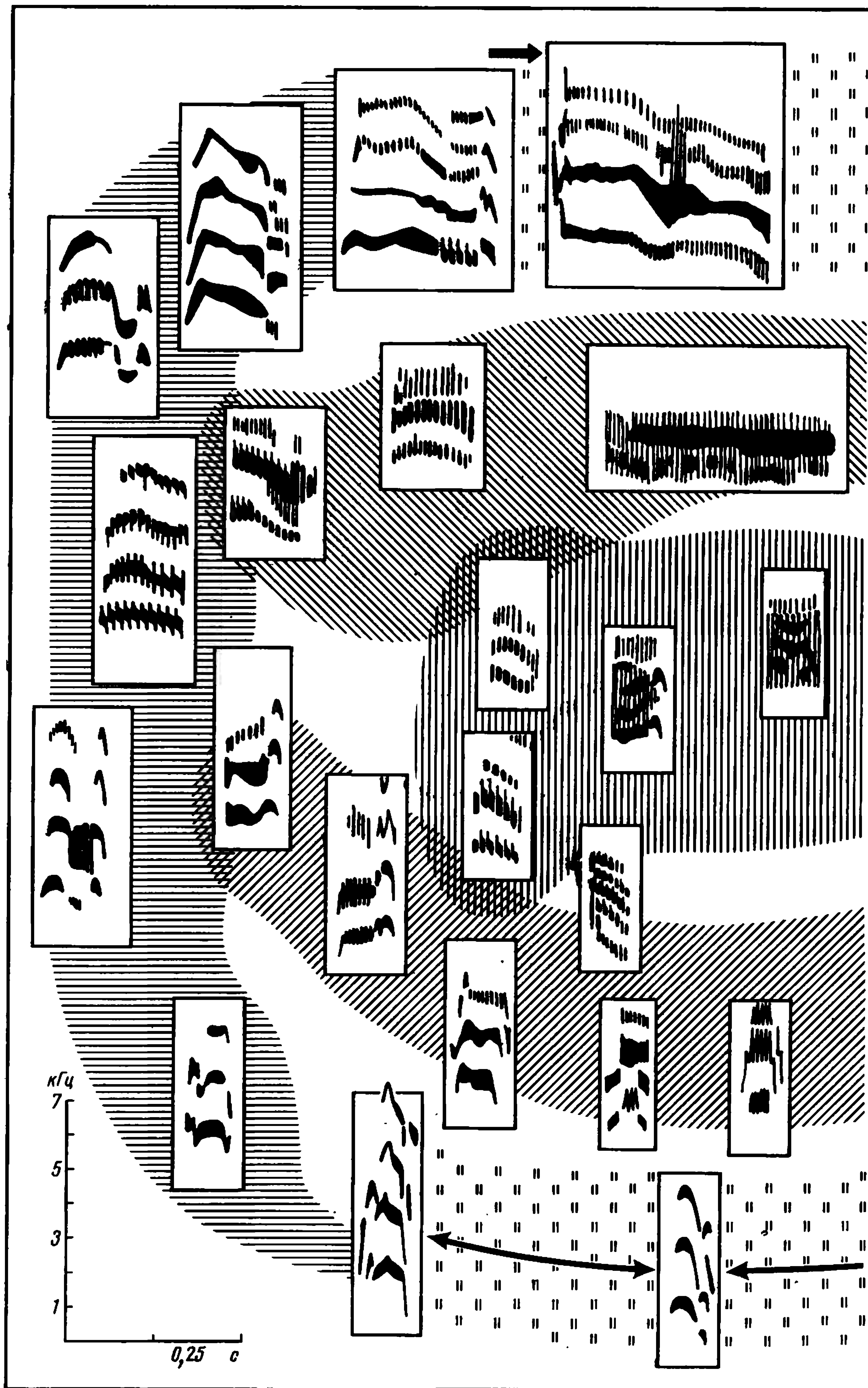
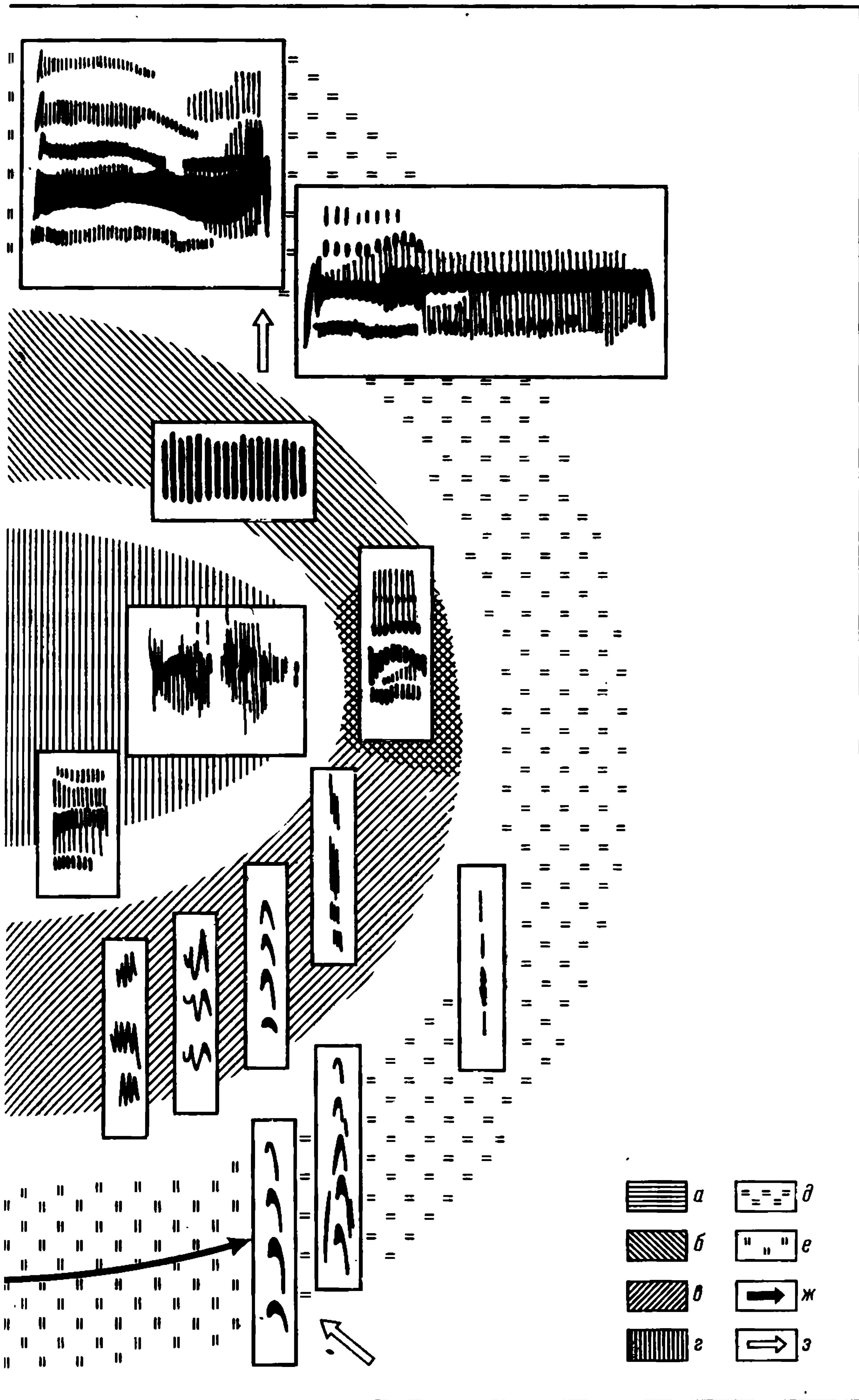


Рис. 8. Репертуар базовых акустических сигналов речной крачки Sterna hirundo, схематически представленный в виде целостного системного образования (см. с. 56, внизу)


а
б
в
г
д
е
ж
з

Bowman, 1979; Becker et al., 1980; Ratcliffe, Grant, 1983a; Sorjonen, 1983; Shy, 1984).

3. Изучение диалектов как показателя начальных стадий внутривидовой дифференциации. Основная идея здесь сводится к тому, что птицы способны распознавать тонкие нюансы в структуре песен. Это должно способствовать становлению частично изолированных популяций с собственными генофондами (Brooks, Falls, 1975; Pleszczynska, 1980; M. Baker et al., 1981; 1982; Payne, 1981; Tomback, Baker, 1984).

В рамках этих направлений (и последнего, пожалуй, в особенности) широко используется методика полевого предъявления птицам магнитофонных записей — как естественных, так и видоизмененных песен «своего» и «чужого» диалекта, из своих и из географически удаленных популяций, своего и близкого вида, «синтетических» песен и т. д. Иногда эти методы дают интересные результаты, касающиеся общих принципов распознавания птицами сложных акустических структур (Bremond, 1972; Shiovitz, 1975; Fletcher, Smith, 1978; Romanowski, 1979; Wunderle, 1979), но зачастую подобная методика неадекватна поставленной задаче (см.: Petrinovich et al., 1975), поскольку применяется без учета как эндогенных процессов, влияющих на значимость для особи предъявляемого стимула, так и сложных различий в реагировании на песню у самцов и у самок. (В качестве перспективного пути изучения реакций самок на видоспецифическую песню см., например: Zimmer, 1982).

Все три названных направления, за редкими исключениями, изначально ориентированы на верификацию главных постулатов синтетической теории эволюции (необходимость становления изолирующих механизмов, в частности, за счет смещения признаков, т. е. отбора на этологическое несходство). Вместе с тем, как показывает уже само обилие случаев, не согласующихся с традиционными взглядами и гипотезами, необходимо более критическое отношение к последним. Вероятно, перспективным является направление, ставящее своей целью объяснить дивергенцию коммуникативного поведения не только за счет отбора на несходство, но, главным образом, в поисках внутренних структурных закономерностей, лежащих в основе имманентных эволюционных преобразований видовых коммуни-

Рис. 8. (окончание)

Многообразие акустических структур в принципе может быть результатом континуальных преобразований единственного «исходного» сигнала. В коммуникативном процессе подавляющее большинство изображенных звуков используется в составе протяженных во времени секвенций. Наряду с гомотипическими обычны и гетеротипические секвенции, внутри которых наблюдается плавный переход от одного типа звуков к другому (или к другим). Такие плавные переходы (в реальном времени) возможны практически между любыми наугад взятыми базовыми структурами. Типичным преобразованием такого рода является очень быстрый переход (за время порядка 1 с) от тоновых гармонических звуков (левая часть схемы) к широкополосным шумовым (правая часть). Чем выше собственная продолжительность базового акустического элемента, тем меньше вероятность использования его в составе серий (с увеличением продолжительности элементов увеличиваются и паузы между ними внутри серий). Функционально те или иные классы акустических структур формируют «размытые множества», перекрывающиеся друг с другом (показаны разными вариантами штриховки).

а — сигналы типа «саморекламирования», в норме используемые в ритуалах показа и приподнесения рыбки социальным партнерам («рыбный крик»); *б* — сигналы, поддерживающие единство пары и сопровождающие гнездостроение и копуляцию; *в* — комплекс сигналов самки, выпрашивающей корм у самца (также компонент предсовокупительного поведения самки); *г* — сигналы, обслуживающие территориальное поведение; *д* — сигналы, обеспечивающие поддержание индивидуальных дистанций; *е* — повседневные сигналы, как правило не выполняющие социальных функций (возможное исключение — см. позицию «*ж*»); *ж* — сигнал, явно гомологичный «долгому крику» чаек; *з* — сигналы комплекса ориентировочного поведения (реакция на «хищника»: «крийя» в верхней части схемы и «цик ... цик ...» в нижней). Оригинал. По материалам автора и Л. Ю. Зыковой

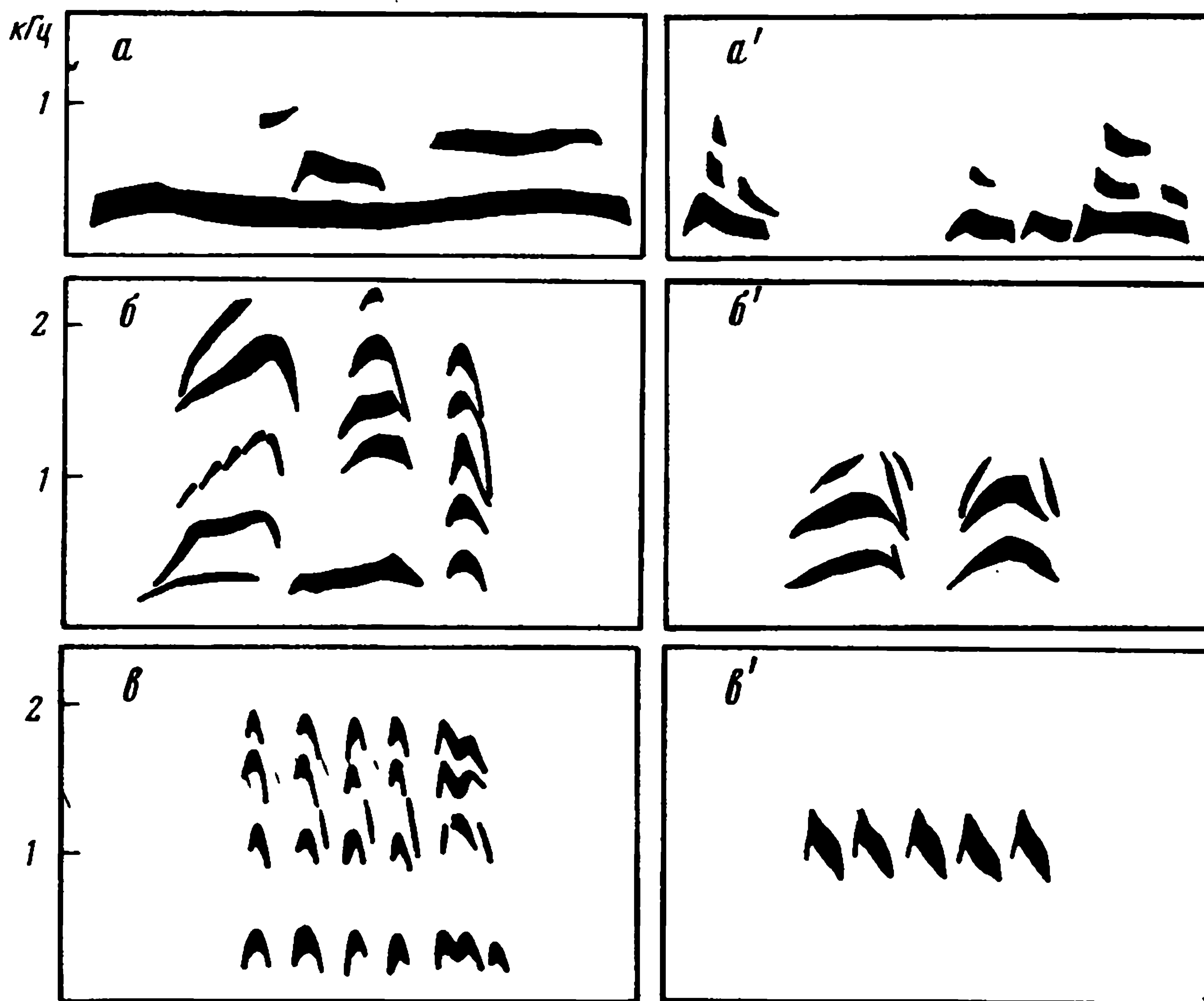


Рис. 9. Различия в трех парах гомологичных акустических сигналов у ограниченно гибридизирующих видов североамериканских тетеревиных

а—в — большой луговой тетерев Tympanuchus cupido; *а'* — *в'* — острохвостый тетерев Pediocetes phasianellus. По: Sparling, 1983

кативных систем (см., например: McKinney, 1975). Вполне понятно, что на этом пути уже не удастся обойтись сравнительным анализом одних только песен, изолированных из целостных систем вокальной сигнализации. Необходим сравнительный анализ полных видовых репертуаров (среди относительно немногих работ этого плана см., например: Haartmann, Löhrl, 1950; Заблоцкая, 1975; Massey, 1976; Панов, 1978; Thaler, 1979; Sparling, 1981a, 1983). Только такого рода сопоставления позволяют оценить различия в скорости дивергенции песен (как предполагаемого ведущего звена в сфере акустической изоляции), других социально значимых вокальных сигналов и, наконец, акустических признаков, явно не выполняющих функции изолирующих барьеров (например, вокализации птенцов).

Роль комплексных вокально-оптических сигналов

В поведении птиц вообще и в их сигнальном поведении в частности оптические и вокальные компоненты могут быть разделены лишь искусственно. В одних звеньях поведенческой цепи связи между моторикой и вокализацией подчиняются свободной комбинаторике, в других они достаточно жестко связаны друг с другом. Именно эти последние конструкции, полу-

чившие название демонстраций (displays), привлекли к себе основное внимание ранних этологов (Tinbergen, 1952, 1959; Hinde, 1956, 1959; Morris, 1956; Moynihan, 1962, 1970; Baerends, 1975). Неразделимость оптических и вокальных компонент внутри многих демонстраций отражена в самих их названиях, которые иногда подчеркивают характерную моторику движений (head-up—tail-up, wing flapping), а в других случаях — особенности сопровождающей их вокализации (grunt-whistle, long call).

В соответствии с концепциями классической этологии, полностью господствовавшими в 1940—1950-х годах и отчасти удерживающими свои позиции и сегодня, демонстрации являются главными средствами внутривидовой коммуникации, выполняя роль так называемых «релизеров», или «знаковых стимулов» (sign stimuli). С этих позиций коммуникация представляет собой нечто вроде диалогового обмена стереотипными демонстрациями, каждая из которых обладает собственным, достаточно определенным значением («угрозы», «брачного сигнала», «подчинения», «умиротворения» и т. д.). Стереотипность и броскость («экстравагантность») демонстраций, резко выделяющие их из высоко изменчивого потока поведения, выработаны в результате отбора на «ритуализацию» (Huxley, 1923; Tinbergen, 1952). Эти же признаки демонстраций делают их дискретными, обособленными элементами видового сигнального кода, который, как полагают, можно задать конечным перечнем (Moynihan, 1970). Иными словами, данная концепция целиком укладывается в «одномерно-типологический подход», как мы обозначили его в предыдущем разделе (см. также: Beer, 1975, с. 50).

Дискретность сигнального кода позволяет сторонникам данного подхода выделять внутри него классы демонстраций — такие, например, как гамосематические (используемые при формировании брачных пар) и эпигамические, предшествующие копуляции (Huxley, 1938). Распространяя сказанное на межвидовые отношения, этологи классической школы выдвинули гипотезу, согласно которой гамосематические демонстрации близких видов должны различаться в большей степени, чем эпигамические: первым принадлежит ведущая роль в качестве изолирующего барьера, так что они, как полагают, главным образом и подвержены отбору на несходство (Hinde, 1955, 1959).

Очерченное выше направление в значительной мере определяет деятельность исследователей этологической изоляции и сегодня, хотя уже с 1960-х годов его основополагающие принципы все чаще подвергаются разносторонней критике с позиций «комбинаторно-иерархического» подхода (Хайнд, 1963; Schleidt, 1974; Beer, 1975; Панов, 1978; Purton, 1978; и др.; подробнее см.: Панов, 1983в, г и главу 2 настоящей работы).

В той сфере «одномерно-типологического» подхода, где он использовался при анализе изолирующих механизмов, основное внимание уделялось однозначному сопоставлению списков брачных (гамосематических и эпигамических) демонстраций у близких симпатрических видов, не вступающих в гибридизацию друг с другом (Norris, 1958; Johnsgard, 1964; Kahl, 1973; Панов, 1973а; Uribe, 1982; Флинт, Томкович, 1978). Этот подход оказался недостаточным для понимания природы этологической изоляции. Как оказалось, жесткая изоляция между двумя данными видами может поддерживаться не только в тех случаях, если некие «базовые» демонстрации в их репертуарах оцениваются исследователем как «различные» (см., например: Иваницкий, 1985), но и когда различия в такого рода демонстрациях не кажутся достаточно существенными (Selander, Giller, 1961; Brown, 1967; Braithwaite, Miller, 1975). Вместе

с тем регулярная гибридизация возможна как при большом сходстве «главных» демонстраций у двух данных видов (Johnsgard, 1960b; Bengtson, 1968; Панов, 1973б), так и при бросающихся в глаза различиях в видоспецифическом демонстративном поведении (Кирпичев, 1958; Sparling, 1981a, b).

Очевидно, немалая доля подобных противоречий обязана субъективизму в оценках степени сходства и различий. Иными словами, необходимы некие общие принципы стандартизации такого рода оценок, причем не только и не столько для сопоставления так называемых «главных» демонстраций (см.: Moynihan, 1970 и критику его взглядов в работе: Панов, 1978, с. 21—23), сколько в целях исчерпывающего сравнительного анализа целостных сигнальных систем интересующих нас видов. Эта программа продиктована уже имеющимися результатами тех немногих исследований, которые выполнены в рамках комбинаторно иерархического и родственных ему подходов. Как удалось показать, степень различий в коммуникативных системах близких видов зачастую задается не спецификой тех или иных «главных» демонстраций, а особенностями их связей друг с другом и с прочими элементами сигнального и повседневного поведения. Речь идет о характере компановки «демонстраций» в составе протяженных во времени цепей поведения, о способах комбинирования собственно «коммуникативных сигналов» с актами из ансамблей гнездостроительной и комфортной активностей, об относительной частоте использования тех или иных сигнальных средств и т. д. (см.: Lorenz, 1959; Baptista, 1973; Massey, 1976; Zann, 1976; Barlow, Rice, 1977; Панов, 1978; Thaler, 1979; Uribe, 1982; Иваницкий, 1985).

1.4. Факторы, способствующие гибридизации

Ряд таких факторов рассмотрен Э. Майром (1968, с. 112—115) под рубрикой «Причины нарушения изолирующих механизмов». Хотя автор бегло указывает на «закономерность» подобного рода явлений, он в целом акцентирует их аномальный характер, обязанный, например, таким событиям, как антропогенные изменения естественных местообитаний. Ниже мы постараемся подчеркнуть иной аспект проблемы, а именно неизбежность гибридизации в широком спектре ситуаций, когда ее стимулятором оказываются фундаментальные принципы организации поведения животных, в частности генерализация ответа на внешние стимулы и явление импринтинга.

Говоря об антропогенных воздействиях на естественные ландшафты, приводящие к контактам дотоле изолированных (пространственно) близких видов, следует подчеркнуть, что, по сути дела, здесь перед нами лишь частный случай сукцессий растительности, происходящих необычно быстрыми темпами. Только это и позволяет видеть разнообразные последствия изменений ландшафта, обычно замаскированные постепенностью такого рода преобразований.

Э. Майр называет еще три фактора, способствующих гибридизации: 1) наружное оплодотворение, 2) редкость одного из гибридизирующих видов, 3) отсутствие длительных семейных связей между самцами и самками (промискуитет). Наружное оплодотворение у птиц отсутствует. Что же касается двух других факторов, то их следует рассматривать с учетом закономерностей, действующих в сфере гораздо более широких классов событий. Речь идет, во-первых, о воздействии на поведение особи половой депривации и, во-вторых, обо всем круге явлений, связанных

с особенностями демографической и социальной структуры популяций. К перечню Э. Майра следует добавить также феноменом импринтинга.

Нам не известны специальные работы, посвященные детальному анализу «гибридогенной» роли названных явлений. Здесь мы лишь наметим круг возникающих вопросов, сославшись на немногочисленные источники, где данная проблема затрагивается (к сожалению, как правило, лишь мимоходом).

Половая депривация может быть явлением хроническим или преходящим. Как раз в первом случае речь идет о «редкости одного из гибридизирующих видов». Следует, однако, заметить, что не вполне ясно, почему это условие может оказаться достаточным для формирования гибридных пар. В подобной ситуации особи редкого вида испытывают дефицит половых партнеров, тогда как представители другого (более многочисленного) — не испытывают. Вероятно, здесь должны действовать какие-либо дополнительные факторы (особенности половой структуры в популяции редкого вида, частичное несовпадение эндогенных ритмов у гибридизирующих форм и т. д.). Интересен вопрос о причинах резко неравномерной численности двух видов. Ими, среди прочих, могут быть: 1) прекращение особями «редкого» вида весенней миграции к местам гнездования до достижения ими своего ареала (Плеске, 1916) или 2) ограниченная их дисперсия в ареал другого вида (Boag, Grant, 1984). В обоих случаях мы сталкиваемся с парадоксальным фактом «аллопатрической гибридизации» [19] (см., например: Fouarge, 1972; Hunter, Dennis, 1972; Kroodsma, 1974a; Lippens, Burggraeve, 1983).

Кратковременная половая депривация возможна и в случае одинаково высокой численности обоих видов, если особи одного пола появляются на местах гнездования значительно раньше или значительно позже прилета особей другого пола. Пример — ранний прилет самцов данного вида при запаздывании самок и при одновременном избытке в смешанной популяции самок другого вида. Если пары формируются на зимовках (что является правилом для многих видов гусеобразных), причиной гибридизации может быть преобладание в данном регионе самок одного вида и самцов — другого. При этом сначала формируются конспецифические пары, а затем смешанные (Brodsky, Weatherhead, 1984; см. также: Mendall, 1980). Нечто подобное возможно при тесном совместном гнездовании моногамных видов с устойчиво неравным соотношением полов, — например у чаек Larus, в колониях которых наблюдается избыток самок (см. 5.1.2).

Вероятно, является правилом, что самцы оказываются в состоянии ярко выраженной половой депривации в тот момент, когда их самки приступают к насиживанию. Это ведет к попыткам случайных копуляций с другими самками своего или близких видов (так называемая клептогамия; см.: MacRoberts, 1973; Payne, 1973, 1980; Gladstone, 1979; Фетисов, 1981; Ford, 1983; McKinney et al., 1983; Alatalo et al., 1984; Gowati, Karlin, 1984), что в конечном итоге может приводить к появлению гибридного потомства (Montagna, 1942; Martin, 1980; Payne, Groschup, 1984).

[19] Термин «аллопатрическая гибридизация» используется здесь в ином смысле, нежели в работах Э. Майра. Речь идет о скрещиваниях между представителями популяций, ареалы которых разграничены в пространстве. Для случаев гибридизации на стыках ареалов (ранее обозначавшихся как «аллопатрическая гибридизация») в настоящей работе используется термин «парапатрическая гибридизация».

Специфическая форма депривации возникает при невозможности самки отложить яйца в собственное гнездо (см., например: Литвин, Сыроечковский, 1984; Гуртовая, 1985; обзор: Yom-Tov, 1980). Отсюда — случаи смешанных кладок (Сагитов, 1981; Talent et al., 1981; Shy, 1982; Bouffard, 1983; Brown, 1984; Cannel, Harrington, 1984; Fetteroli, Blokpoel, 1984; Hines, Mitchell, 1984; Мищенко, Суханова, личное сообщ.) и в качестве их последствий — запечатление птенцов на приемных родителей другого вида (Harris, 1970; Trauger et al., 1971; Prevett, McInnes, 1972; Boag, Grant, 1984; Rowley, Chapman, 1986).

Особенности социальной структуры, благоприятствующие гибридизации. К числу таких особенностей относится прежде всего, как мы полагаем, тенденция к формированию компактных группировок — таких, как тока и колонии. В случае симпатрии двух или более близких видов, каждый из которых образует агрегированные скопления в сезон размножения, они зачастую формируют смешанные тока (Snow, 1962; Кирпичев, 1980; Sparling, 1981b) или поливидовые колонии (в некоторых семействах птиц — таких, например, как Ardeidae и Laridae, они формируются даже чаще, чем моновидовые, см., например: Toft, 1984).

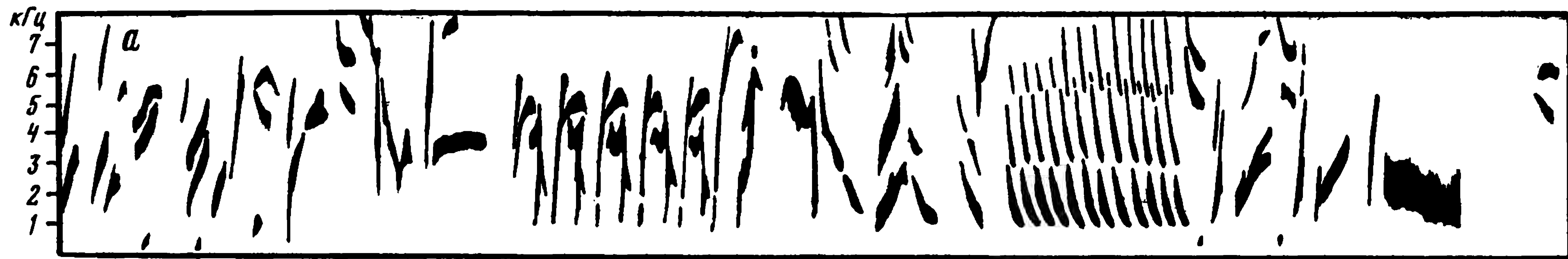
В смешанных колониях становится возможным половое запечатление птенцов на особей другого вида (Prevett, McInnes, 1972; Martin, 1982; Holley, 1984; и др.). Причиной гибридизации на смешанных токах могут служить не только промискуитетные склонности самок, но и дефицит самцов своего вида (Кирпичев, 1980). Вопрос о роли промискуитета как фактора, стимулирующего гибридизацию, обсуждается выше (1.2.1; см. также: Панов, 1968: с. 148—149). По-видимому, значение этого фактора, если брать его в отрыве от всех прочих (в том числе популяционно-демографических), оказывается сильно преувеличенным.

Импринтинг. Помимо тех случаев, когда импринтинг на особей другого вида является результатом межвидового гнездового паразитизма или тесного гнездования в составе поливидовых поселений, он может иметь место и в таких аномальных ситуациях, как, например, кормление взрослыми особями выводков другого вида (эффект межвидовых помощников; Schmidt, 1968; Зыкова, Панов, 1982; обзор см.: Shy, 1982) или усыновление неконспецифических птенцов (Briehagen, 1984; Holley, 1984).

Многочисленные примеры действия рассмотренных в этом разделе «гибридогенных» факторов приведены в Приложении. Все эти явления требуют самого пристального внимания и могут с успехом исследоваться в полевых экспериментах на меченых популяциях.

1.5. Поведение гибридов в плане возможности их участия в репродукции

Изучение поведения гибридов является не только одной из центральных тем генетики поведения (Manning, 1976), но и дает ценнейший материал для понимания общих принципов опознавания особями половых партнеров, а также возможных эволюционных последствий естественной гибридизации. Гибридологический анализ поведения птиц привлекал пристальное внимание основоположников этологии (Ч. Уитмен, О. Хейнрот, К. Лоренц; обзор см.: Панов, 1975), однако систематические исследования, отвечающие требованиям сегодняшнего дня, в последние десятилетия проводятся редко (см., например: Dilger, 1962; Lind, Poulsen, 1963; Sharpe, Johnsgard, 1966; Buckley, 1969; Davies, 1970; Crawfort, 1978). Наблюдения за поведением гибридов в природе еще малочисленнее.



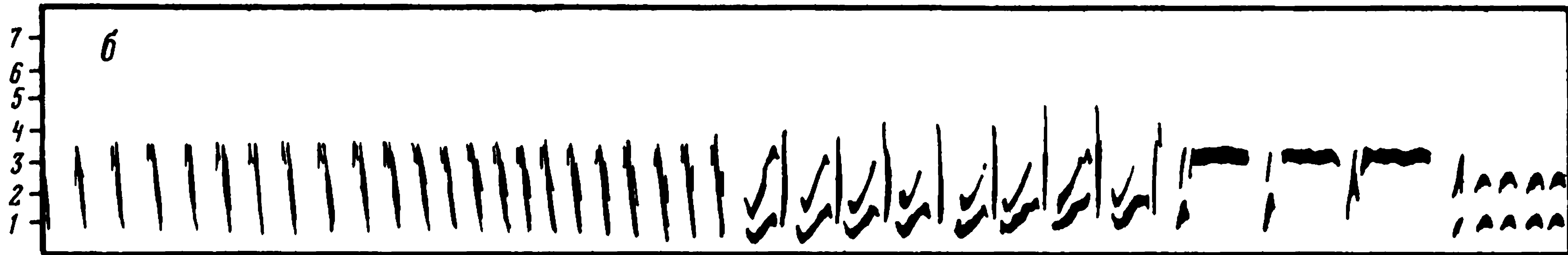




Рис. 10. Типичные песни щегла Carduelis carduelis (*а*), канарейки Serinus canaria (*б*) и их гибридов F_2 (*в*). Из: Güttinger, Clauss, 1982

Поведение гибридов в большинстве случаев оказывается в том или ином отношении промежуточным между поведением родительских форм. Если речь идет о песне, то она может объединять признаки обоих гибридизирующих видов (Fouarge, 1972; Güttinger, Clauss, 1982; см. рис. 10). В других случаях у гибридов F_1 и у баккроссов наблюдается полное доминирование песни одной из родительских форм (Morrison, Hardy, 1983). Гибриды двух видов червеедок (Vermivora pinus, V. chrysoptera) поют песни одного или другого из родительских видов либо имеют в своем репертуаре песни обоих видов (Ficken, Ficken, 1967; Gill, Murray, 1972). Вокализация и моторика демонстративного поведения могут наследоваться более или менее независимо, так что гибриды подчас обладают двигательными реакциями одного из родительских видов и голосом другого (Wells, Baptista, 1979). Даже в том случае, когда гибриды принадлежат одному поколению (например, F_2), поведение разных особей представляет собой различные комбинации элементов из репертуара обоих родительских видов (Sharpe, Johnsgard, 1966; см. рис. 11).

Возможности гибридных особей в сфере приобретения полового партнера могут в принципе зависеть от того, как сочетаются у них поведенческие и окрасочные признаки. Известны случаи наследования гибридами окраски одного из родительских видов и вокализации другого (Ficken, Ficken, 1967; Murray, Gill, 1976). У гибридов F_2 кряквы Anas platyrhynchos и шилохвости A. acuta наблюдается высокая корреляция между наследованием окрасочных признаков родительских видов и их демонстративного поведения (Sharpe, Johnsgard, 1966). Неоднократно отмечалось, что у гибридов возможно проявление как окрасочных, так и поведенческих признаков, характерных не для родительских видов, а для представителей того же рода или семейства (Steiner, 1966; Gillham et al., 1967; Scherer, Hilsberg, 1982).

Данные полевых наблюдений относительно успеха гибридов в приобретении полового партнера в естественных условиях ограничиваются, как правило, указанием на существование пар, один из членов которых имеет явно гибридное происхождение. Вместе с тем есть данные о полной непривлекательности гибридных особей для представителей обоих родительских видов. Так, самец F_1 Tympanuchus cupido×Pediocetes phasianellus, присутствовавший на смешанном току этих двух видов на протяжении трех лет, ни разу не смог привлечь на свою территорию самку. Вместе с тем гибридные самки от скрещивания этих видов (как F_1, так и оба варианта баккроссов) в полувольных условиях содержания спариваются с чистыми самцами обоих видов (Sparling, 1981b; см. также: Evans, 1966).

И в лабораторных условиях (Buckley, 1969), и в естественных популяциях (Braithwaite, Miller, 1975; Кирпичев, 1980) иногда намечается тенденция, в соответствии с которой гибриды выбирают в качестве половых партнеров себе подобных. По данным С. П. Кирпичева, речь может идти о становлении жесткой репродуктивной изоляции между гибридами глухарей обыкновенного Tetrao urogallus и каменного T. urogalloides (так называемыми «темносерыми» глухарями), с одной стороны, и обоими родительскими видами — с другой, т. е. о формировании нового вида гибридогенного происхождения.

Гибриды от скрещивания близких видов гипотетически могут иметь все шансы на успешное приобретение половых партнеров из числа особей обеих родительских форм (мы не касаемся здесь случаев эпизодической межродовой и межсемейственной гибридизации). Залогом успеха гибридов являются два обстоятельства. Во-первых, поведение близкородственных

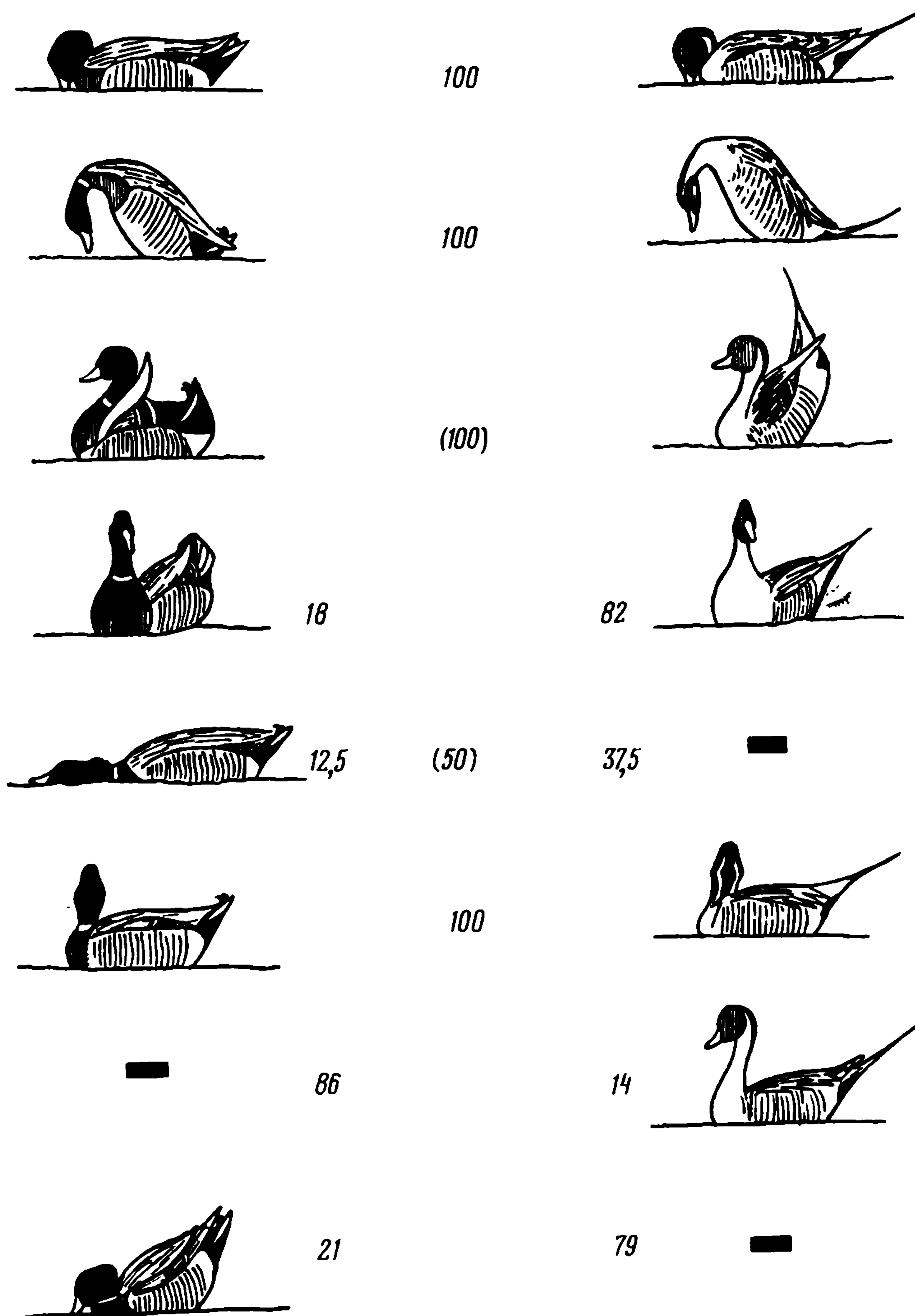


Рис. 11. Моторика сигнального поведения у кряквы Anas platyrhynchos (слева) и шилохвости A. acuta (справа) и характер наследования соответствующих форм поведения у гибридов F_2 (цифры)

Отсутствие гомологичных компонент поведения у того или другого вида показаны прочерком. Цифры обозначают долю гибридных особей (в %), обладавших соответствующей демонстрацией. Цифры в левом столбце обозначают наследование признаков кряквы, в правом столбце — шилохвости. В среднем столбце — доля особей, обладавших признаками, общими для обоих видов. Цифры в скобках показывают долю гибридов, обладавших поведением, промежуточным между соответствующими реакциями родительских форм. В четвертой строке снизу цифра (50) обозначает, что у половины гибридов F_2 соответствующая демонстрация кряквы присутствовала в зачаточной форме. По материалам из: Sharpe, Johnsgard, 1966

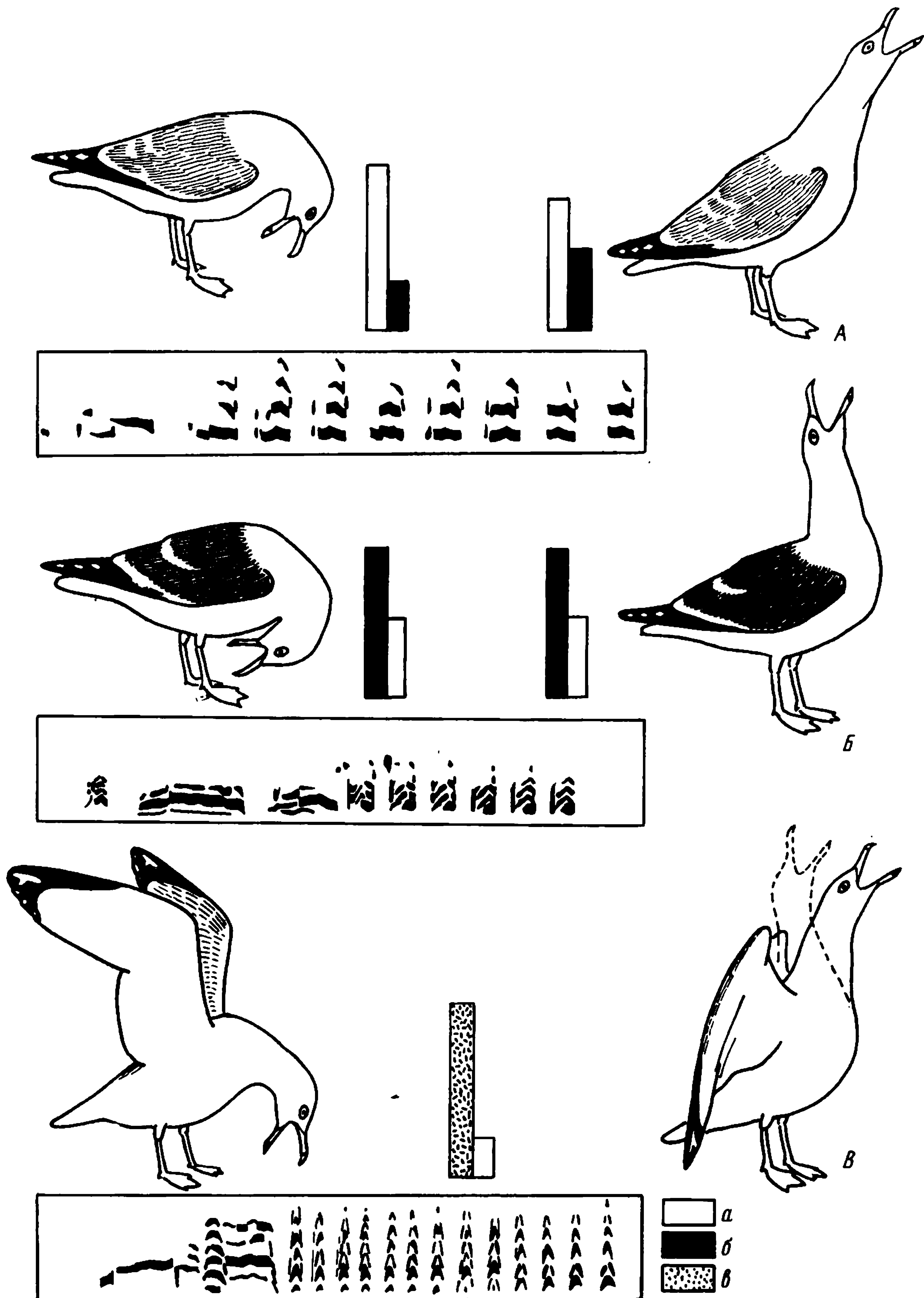


Рис. 12. Демонстрация «долгий крик» (моторные и вокальные компоненты) у серебристой чайки Larus argentatus (*А*), клуши L. fuscus (*Б*) и хохотуньи L. cachinnans (*В*)

Для каждого вида показаны начальная (слева) и заключительная (справа) фазы демонстрации, а также специфика ее звукового сопровождения. Вертикальные столбцы обозначают долю (в %) наблюдений, зафиксировавших данную реакцию в типичной для вида форме или же в исполнении, более характерном для других видов чаек:

а — демонстрации, типичные для серебристой чайки; *б* — для клуши; *в* — для хохотуньи. По данным из работы: Brown, 1967 (*А, Б*) и по материалам автора (*В*)

видов, потенциально способных к широкой гибридизации, обычно различается лишь количественно (см. 1.3.3.А; рис. 12). Во-вторых, у каждого вида оно подвержено значительной индивидуальной и ситуационной изменчивости, обладая в коммуникативном плане большим запасом степеней свободы[20]. Все это приводит к широкому перекрыванию тех пространств признаков, которыми описываются системы коммуникации близкородственных видов. Поведение гибридов, будучи в той или иной степени промежуточным, попадает именно в эту зону перекрывания. В общем случае результатом оказывается возможность гибридной особи приобрести в качестве полового партнера представителей как одного, так и другого родительского вида, а в случае полигамии — тех и других одновременно (Lane, 1968; Boag, Grant, 1984). В пользу такого рода «расширения возможностей» гибридов говорят также случаи тройной гибридизации (Scherer, Hilsberg, 1982). В эксперименте показана возможность активной «настройки» поведения самцов-гибридов на поведение самок обоих родительских видов (Dilger, 1962).

Таким образом, можно полагать, что специфика поведения гибридов может быть еще одним фактором, способствующим дальнейшему углублению гибридизации, если она однажды имела место.

1.6. О роли этологических факторов в судьбе гибридных зон

Предыдущий раздел хорошо иллюстрирует скудость конкретных данных, полученных в природе относительно состава смешанных пар, механизмов их формирования, поведения и репродуктивного успеха гибридных особей и т. д. Это касается не только тех ситуаций, которые укладываются в категорию случайной симпатрической гибридизации, но и гибридных зон, где смешанные пары и семьи, включающие в себя гибридов разных поколений, достаточно многочисленны.

При таком положении вещей суть событий, происходящих в гибридных популяциях, как и дальнейшие перспективы последних, едва ли могут быть объяснены и предсказаны, исходя из соображений этологического порядка. Отвлеченные рассуждения о стойкости этологических преград, о «частичных изолирующих механизмах», поддерживающих гибридизацию на ограниченном уровне, и другие стандартные формулировки того же характера могут создать только видимость объяснения (в качестве примера см.: Степанян, 1983). На этом пути мы не продвинемся далее без интенсификации всесторонних исследований гибридных популяций методами популяционной экологии и этологии.

Одно из дежурных утверждений, основанных на крайне упрощенных соображениях вульгарно-генетического характера (см. о них: Левонтин, 1978), состоит в том, что гибридизация между формами, заметно дивергировавшими морфологически, в принципе не может быть не чем иным, как чисто локальным и преходящим явлением, ибо в противном случае должно было бы происходить разрушение «коадаптированных генных комплексов». Отсюда якобы неизбежный характер отбора против гибридов и поддержание (или восстановление) ассортативности скрещиваний. В ка-

[20] Показано, например, что закрашивание ярких видоспецифических отметин в оперении самцов и даже полное лишение их голоса не сказывается на успехе самцов в приобретении полового партнера (Smith, 1972, 1976).

честве подтверждения этой схемы обычно указывают на «узость» гибридных зон и стабильность их границ, не меняющих своей локализации на памяти двух-трех поколений исследователей (Майр, 1968, с. 417). В продолжение этой аргументации проводится мысль (явная или замаскированная) об идущих в гибридной зоне процессах «совершенствования» этологических барьеров изоляции. На этом этапе круг в рассуждениях замыкается.

Мы не останавливаемся сейчас на отсутствии четкости в определении того, что именно понимают под «узкой» гибридной зоной (зону шириной в 3 или в 400 км; см.: Short, 1969a; Gill, et al., 1973), и на шаткости тех критериев, которые кладут в основу оценок истинной ширины гибридной зоны (Short, 1969a). Не будем ссылаться и на полное отсутствие фактических доказательств совершенствования этологических изолирующих барьеров (см. об этом в работах: Short, 1969b; Gill, Murray, 1972; Moore, Koenig, 1986). Укажем лишь, что построенные в последние годы формально-генетические модели (Endler, 1977; Barrowclough, 1980; Розанов, 1980) позволяют объяснить наблюдаемую стабильность границ гибридных зон, не прибегая к гипотезе отбора против гибридов. Показано, что и при отсутствии такого отбора зона гибридизации в определенных случаях должна расширяться крайне медленно и тем медленнее, чем больше ее возраст. Этот процесс «раздвигания» границ гибридной зоны, как полагают, происходит столь постепенно, что никакие видимые изменения не могут быть обнаружены в периоды порядка 100—150 лет, а наши сведения в лучшем случае ограничиваются именно такими отрезками времени (см.: Johnston, 1969; Rising, 1983a, b).

Из всего сказанного становится очевидным, что утверждение о стабильности данной гибридной зоны во времени не может дать никакой полезной информации о событиях этологического характера, происходящих внутри этой зоны и в ее непосредственных окрестностях.

* * *

Заканчивая обзор идей и методов в области изучения этологической изоляции и связанных с нею феноменов, приходится признать, что настало время для основательной критической переоценки бытующих взглядов. Вероятно, не будет преувеличением сказать, что первый, начальный, этап в развитии наших знаний о природе и способах функционирования этологических барьеров изоляции подошел к концу. Об этом, в частности, свидетельствует резкий спад числа исследований, посвященных этой теме, на рубеже 1960-х—1970-х годов, что бесспорно указывает на определенный идейный застой в данной области, связанный с догматизацией, «окостенением» традиционных исследовательских программ, и как следствие — с потерей перспектив дальнейшего поступательного развития.

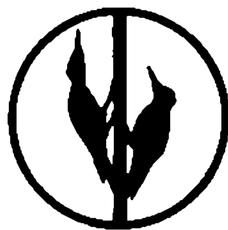
Разумеется, нет никаких оснований отрицать объективную необходимость пройденного этапа, как и все то, что было достигнуто в период становления и развития классических концепций в 1940-е—1960-е годы. Это прежде всего идея о ведущей роли этологических факторов в поддержании барьеров изоляции между близкими симпатрическими видами. Огромная работа была проведена в плане структурного анализа поведения и по выявлению тех его компонент, которые в принципе могут претендовать на роль главенствующих «видовых опознавательных признаков», призванных (в рамках рассматриваемых воззрений) обеспечить адекватный выбор конспецифического партнера.

Вместе с тем, как мы попытались показать, сложившиеся на этом первом этапе исследовательские подходы страдают рядом недостатков, выливающихся в чрезмерно упрощенные трактовки и приводящих, таким образом, к неадекватным объяснениям сущности исследуемых событий и процессов. В результате господствующие концепции не способны в полной мере выполнять и требуемой от них прогностической функции. Ограничения, присущие традиционным направлениям в изучении этологической изоляции, обязаны многим причинам концептуального характера, часть которых мы обсудим ниже. Что касается тех аспектов традиционных направлений, которые связаны с конкретной исследовательской деятельностью ученых, то здесь основные преграды к дальнейшему накоплению знаний обязаны, на наш взгляд, двум главным обстоятельствам. Это, во-первых, отсутствие единых, строго обоснованных принципов описания видовых репертуаров поведения, что создает мощную преграду для продуктивного сравнительно-этологического анализа (Панов, 1983в, 2.1), и, во-вторых, неадекватный в большинстве случаев выбор природных объектов для изучения принципов этологической изоляции.

В следующей главе будут предложены кажущиеся перспективными пути выхода из сложившейся неблагоприятной ситуации.

2 ГЛАВА

МЕТОДОЛОГИЧЕСКИЕ ПРИНЦИПЫ В ИЗУЧЕНИИ ЭТОЛОГИЧЕСКОЙ ИЗОЛЯЦИИ



В традиционной концепции «изолирующих механизмов» они рассматриваются в качестве некой самодавлеющей ценности, а гибридизация — как явление вторичное и второстепенное, обязанное «разрушению» изолирующих преград. Мы полагаем, что возможна и прямо противоположная позиция, согласующаяся не только с этологическими представлениями о механизмах индивидуального поведения, но и с принятой схемой становления изолирующих барьеров в ходе дивергенции. Активный поиск «суррогатного» полового партнера в условиях дефицита конспецифических особей противоположного пола есть неизбежное следствие стремления индивида реализовать свой репродуктивный потенциал. Это стремление будет приводить к гибридизации до тех пор, пока возможна эффективная межвидовая коммуникация (Панов, 1983б). В какой-то момент времени (с накоплением определенной суммы этологических различий) межвидовая коммуникация становится затрудненной, что приводит сначала к частичной, а затем и к полной изоляции. В канве этих рассуждений гибридизация есть результат «нарушения» эффективной коммуникации между популяциями высоких рангов. Заметим, кстати, что этот результат не обязательно является заключительной стадией процесса. При определенных обстоятельствах возможно восстановление утраченных информационных связей (коммуникации) между дотоле изолированными симпатрическими видами. В итоге мы наблюдаем интрогрессивную гибридизацию и феномен «слияния видов».

Такая постановка вопроса позволяет искать (на базе широких сравнительных исследований) конкретные причины и механизмы становления этологических изолирующих барьеров, а не ограничиваться простой констатацией факта, что изоляция обязана несходству двух форм по их этологическим признакам. Исследовательская программа состоит здесь в изучении процессов межвидовой коммуникации (как этологического базиса гибридизации) по аналогии с коммуникацией внутривидовой. При этом имеется в виду, что несогласованность в поведении особей (в частности, половых партнеров) при межвидовом общении может иметь те же или сходные основания, что и при внутривидовой коммуникации.

Приняв сказанное за основу, мы сочли возможным использовать при изучении круга вопросов, связанных с частичной изоляцией (или ограниченной гибридизацией), теоретический и эмпирический аппарат, разработанный в области исследования внутривидовой коммуникации. Основные принципы такого подхода к орнитологическому материалу были изложены нами в более ранней работе (Панов, 1978). В дальнейшем к близким представлениям независимо пришли некоторые зарубежные орнитологи (Mairy, 1979; Miller, 1979; Nuecherlein, 1981; van Rhijn, 1981; Schleidt et al., 1984).

За недостатком места мы изложим основные положения названного подхода предельно конспективно — с неизбежными в силу этого огрублением и схематизацией (детальную аргументацию см.: Панов, 1978, 1983в, г; 1984).

1. Критическим моментом в продуктивном анализе системы внутривидовой коммуникации в действии является продуманная инвентаризация поведенческого репертуара с учетом не только собственно «сигнального» поведения, но и по возможности всех прочих категорий активности.

2. Пригодная для дальнейшей работы инвентаризация поведенческого репертуара требует его описания одновременно на нескольких уровнях интеграции. В качестве единиц «нулевого уровня», которые сами по себе не могут выступать в качестве полноценных коммуникативных средств, рассматриваются «элементарные двигательные акты» (ЭДА) (Панов, 1978, с. 36). Их всевозможные комбинации дают континуум поз (единицы первого уровня интеграции). Большинство поз используется в широком спектре взаимодействий, имеющих подчас разный знак (от «позитивных» — половых до «негативных» — агонистических) [1]. Коммуникативную значимость позы приобретают лишь в составе ансамблей поведения, если те разворачиваются в виде организованного во времени процесса в социально организованном пространстве.

3. Таким образом, большинство событий, которые можно расценивать в качестве «сигналов» (Полетаев, 1958), не обладают собственным значением (т. е. не являются инвариантными относительно пространственно-временных координат), но приобретают то или иное значение лишь в рамках конкретного контекста [2] (см. по этому поводу: Wiley, 1976, а также эмпирическое подтверждение данной гипотезы в работах: Paton, Caryl, 1986; Paton, 1986; рис. 13).

4. Отсюда несколько следствий. Во-первых, первичное описание репертуара должно проводиться по структурному, а не по функциональному принципу (Schleidt, 1974). Полифункциональность сигналов не позволяет преподносить их как «агрессивные», «территориальные», «половые» и т. д. — таковыми в лучшем случае могут быть только длительные взаимодействия. Во-вторых, биологическое значение того или иного события может оцениваться лишь исходя из общей схемы коммуникативной системы вида («свойства элементов познаются через знание целого») и в широком контексте длительных взаимодействий коммуникантов. В-третьих, процесс коммуникации невозможно уподобить диалоговому обмену сигналами, как это принято в традициях классической этологии (рис. 14).

5. Мы рассматриваем коммуникативный процесс как ряд этапов самоорганизации, основанных на непрерывном наблюдении каждого из участников этого процесса друг за другом и на взаимной настройке их поведения на поведение партнера [3]. Этот процесс «оппортунистичен» в том смысле, что достижение согласованности действий не обязательно требует заранее заданной схемы отношений с использованием шаблонного набора

---

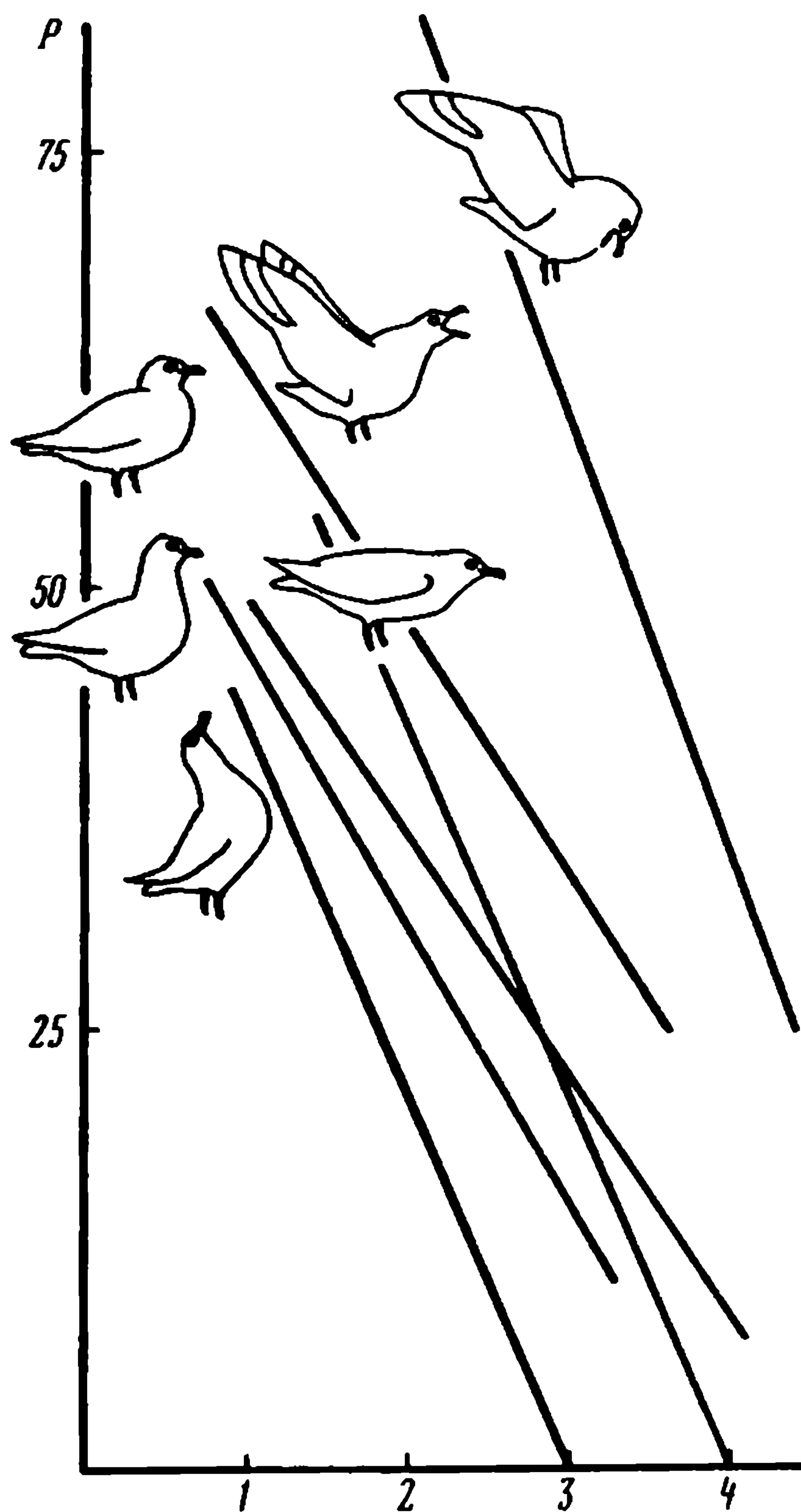
[1] В этом пункте наши построения в известном смысле перекликаются с «теорией фрагментарной репрезентации» коммуникативных сигналов (см.: Delgado, 1981).

[2] В этом плане обнаруживается определенная аналогия со способами использования языковых знаков в речевой деятельности человека, как она понимается в рамках так называемой коммуникативной лингвистики (см.: Колшанский, 1984, глава 5).

[3] Блестяще обоснованное подтверждение этого принципа см. в работе: Rowell, Olson, 1983 по взаимоотношениям в группах мартышек гусаров Erythrocebus patas.

Рис. 13. Вероятность бегства конспецифического оппонента в агонистических взаимодействиях у большого поморника Catharacta squa в зависимости от расстояния между взаимодействующими особями (по оси абсцисс, выражено в размерах самих птиц: одно деление — длина корпуса особи)

Показано, что особенности демонстративного поведения активного оппонента (рисунки поз) в большинстве случаев не оказывают влияния на способ действия пассивного оппонента. Бегство последнего обусловлено в основном расстоянием до демонстрирующей особи. Вероятность бегства (*P*) тем выше, чем меньше дистанция между оппонентами. Из: Paton, 1986 (позы по: Andersson, 1976)



средств. Выпадение из репертуара одного или обоих коммуникантов тех или иных «видоспецифических сигналов» (обязанное в ряде случаев хорошо объяснимым эндогенным и экзогенным факторам) не может явиться достаточной причиной для нарушения поступательного развития отношений между участниками коммуникативного процесса (в частном случае — самца и самки в формирующейся или сформировавшейся паре; см.: Todt, Hultsch, 1982). Иными словами, наши исследования заставили прийти к выводу, что видоспецифическая шаблонность коммуникативных взаимодействий у птиц чрезмерно преувеличена в традиционной этологии.

6. Говоря об отсутствии «инвариантности значений» большинства поведенческих актов, которым в традиционных схемах отводится главная роль коммуникативных сигналов (визуальные «демонстрации» типа поз, песни и позывки), мы всячески подчеркиваем роль временны́х и пространственных координат в организации коммуникативного процесса. Роль времени состоит в том, что один и тот же сигнал может по-разному интерпретироваться особью-приемником на разных стадиях ее эндогенного цикла — в соответствии с «собственным физиологическим временем» особи. Под влиянием эндогенной ритмики меняется и репертуар сигналов, генерируемых особью-отправителем в одних и тех же, по существу, внешних ситуациях.

Важность пространственных координат состоит в том, что определенные зоны или точки внутри участка обитания особи служат ве́сьма важными вехами в организации ее активности, в частности, на почве взаимодействий с себе подобными. Мы обозначили эти пространственные организаторы в качестве «центров социальной активности», представления о которых во многом перекликаются с идеей Н. П. Наумова (1973) о «биологическом сигнальном поле». Важно подчеркнуть, что по ходу коммуникативного процесса структура сигнального поля может плавно или скачкообразно изменяться в связи со смещением важнейших центров социальной активности или с появлением новых (рис. 15).

Изложенные взгляды на структуру и организацию коммуникативного

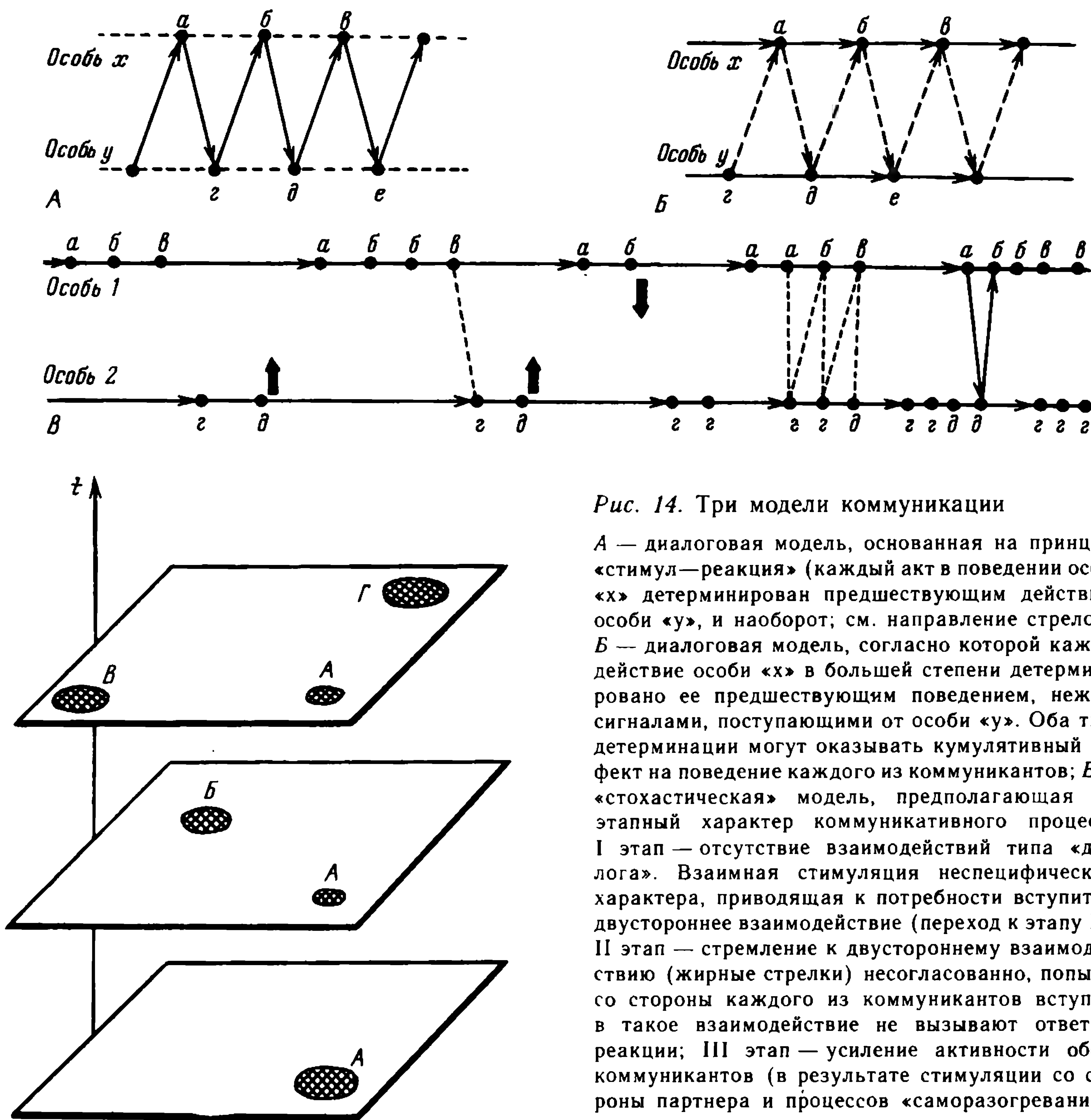


Рис. 14. Три модели коммуникации

А — диалоговая модель, основанная на принципе «стимул—реакция» (каждый акт в поведении особи «х» детерминирован предшествующим действием особи «у», и наоборот; см. направление стрелок); *Б* — диалоговая модель, согласно которой каждое действие особи «х» в большей степени детерминировано ее предшествующим поведением, нежели сигналами, поступающими от особи «у». Оба типа детерминации могут оказывать кумулятивный эффект на поведение каждого из коммуникантов; *В* — «стохастическая» модель, предполагающая поэтапный характер коммуникативного процесса. I этап — отсутствие взаимодействий типа «диалога». Взаимная стимуляция неспецифического характера, приводящая к потребности вступить в двустороннее взаимодействие (переход к этапу II); II этап — стремление к двустороннему взаимодействию (жирные стрелки) несогласованно, попытки со стороны каждого из коммуникантов вступить в такое взаимодействие не вызывают ответной реакции; III этап — усиление активности обоих коммуникантов (в результате стимуляции со стороны партнера и процессов «саморазогревания») создает почву для их кратковременного «попадания в резонанс» (сплошные вертикальные стрелки). Адекватный биологический результат, который может быть достигнут в этот момент, требует множества предшествующих взаимодействий описанного типа (принцип достижения полезного результата по методу проб и ошибок). Данная модель хорошо согласуется с моделью *Б*, тогда как модель *А* применима лишь к отдельным, весьма немногим звеньям рассматриваемого здесь процесса стохастической коммуникации. *а—е* — поведенческие акты. Подробнее см.: Панов, 1978; в качестве иллюстрации — раздел 3.1.2 настоящей работы

Рис. 15. Смена локализации и значимости центров социальной активности во времени

Плоскостями схематично обозначен один и тот же участок обитания в трех временны́х срезах. Некоторые центры активности сохраняют свою первоначальную локализацию, хотя могут менять свою значимость (показано изменением величины эллипсов) для хозяина участка (*А*). Кроме того, возможно появление новых важных центров активности и увеличение их числа по мере освоения участка и с изменением характера коммуникативных контактов (*Б—Г*). См. в качестве примера раздел 4.1

процесса в одновидовых популяциях позволяют выдвинуть ряд положений, касающихся принципов изучения межвидовой коммуникации как источника гибридизации, а также путей становления изолирующих барьеров в микроэволюции. Эти положения мы рассматривали в качестве рабочих гипотез, которые и предстояло проверить в настоящей работе.

Из приведенного выше конспекта следует, во-первых, что для понимания принципов функционирования этологических преград совершенно недостаточно попарно-однозначного сопоставления неких наборов видоспецифических сигналов, заданных простыми перечнями. Таким путем полезно сопоставлять лишь исходные структурные элементы типа ЭДА, тогда как для исчерпывающего сравнительного анализа видовых коммуникативных репертуаров необходимо сопоставление поведения сразу на нескольких уровнях его интеграции — вплоть до самого высокого, который отражен в специфике социальной (этологической) организации популяций сравниваемых видов (см. также: Mock, 1980).

Вторая гипотеза состоит в том, что сходство видовых репертуаров на уровне единиц низших уровней (например, ЭДА и поз) еще не свидетельствует о том, что сравниваемые видовые системы коммуникации не имеют существенных различий. Последние могут быть обязаны особенностям комбинирования исходных элементов в структуры более высоких уровней. Напомним, что именно такие структуры и служат, как правило, истинными единицами коммуникации (Панов, 1978, 1.5).

Суть третьей гипотезы в том, что даже при заметных структурных различиях, выявляемых на всех уровнях организации коммуникативного поведения, жесткая репродуктивная изоляция не обязательна. Это положение естественно вытекает прежде всего из пункта 5 вышеизложенного конспекта (коммуникация — самоорганизующийся процесс), а также из ряда других его пунктов, в которых говорится об отсутствии инвариантности значений сигналов, об их вырожденности («полисемантичности») и о роли контекста (прежде всего временных и пространственных координат) как модификатора поведения коммуникантов.

Четвертая гипотеза формулируется так: в случае жесткой репродуктивной изоляции между симпатрическими видами основные различия в их сигнальном поведении обязаны в основном не предшествующему отбору на несходство, но тому, что каждый вид получил свои характерные особенности от общего предка филума, к которому эти виды принадлежат (см., в частности, 4.3 и 4.4). Иными словами, применяя удобную в данном случае терминологию кладизма, можно сказать, что межвидовые различия в интересующих нас случаях основаны скорее на плезиоморфных, чем на апоморфных признаках.

В соответствии с изложенными гипотезами мы руководствовались следующими принципами сбора эмпирического материала. Принцип полноты описания коммуникативных систем необходим для разработки и тестирования гипотез 1 и 2. При этом важно заметить, что коммуникативная система не есть некая изолированная видовая характеристика, но может быть описана и понята лишь в теснейшей связи со всеми экологическими (а подчас и морфологическими) особенностями вида. Поэтому принцип полноты описания требует досконального всестороннего знакомства с объектом, осуществимого лишь в ходе длительных полевых исследований.

Для проверки гипотезы 3 требуются скрупулезные наблюдения за взаимодействиями половых партнеров в смешанных парах в сопоставлении с аналогичным поведением в чистых парах каждой данной формы. Поэтому в идеальном случае в качестве первого этапа необходимо изучение процессов коммуникации в чистых аллопатрических популяциях двух гибридизирующих форм, а уже затем — в смешанных и гибридных популяциях.

Отсюда и определенные требования к выбору объектов, наиболее перспективных для изучения этологической изоляции в действии. Таковыми,

как мы полагаем, в первую очередь должны служить пары форм, ограниченно гибридизирующих в зонах вторичного контакта (см., например, 3.4). Для понимания принципов становления этологической изоляции в процессе эволюции необходимо изучить в сравнительном плане взаимоотношения в нескольких парах родственных форм, которые находятся на разных стадиях дивергенции, соответствующих таксономическим категориям подвидов, полувидов и хороших видов. Пример такого рода дают рассмотренные нами случаи 3.1, 3.2 и 4.1 (комплекс Oenanthe picata с тремя гибридизирующими формами: O. pleschanka — O. hispanica; O. picata capistrata — O. finschii).

Тестировать гипотезу 4 удастся лишь в том случае, если к парному сравнению двух видов, об этологической изоляции между которыми идет речь, привлечь данные по поведению их ближайших и более отдаленных родственников. Этот дополнительный материал затрагивается в настоящей работе лишь мимоходом, поскольку он в полном объеме опубликован ранее (Panow, 1974, 1983; Панов, 1978; и др.).

Чтобы получить полное представление о взаимоотношении гибридизирующих или репродуктивно изолированных форм в зонах вторичного контакта, мы наряду с собственно этологическими взаимоотношениями рассматривали тесно примыкающие сюда вопросы об их экологических отношениях, а также возможные факторы генетической изоляции. Необходимость этого непосредственно вытекает из принципа полноты описания объекта исследования.

В соответствии с задачами, которые возникают в связи с проблемой эволюционного становления этологической изоляции, были рассмотрены несколько пар (иногда троек) форм. Зоны контакта между формами, входящими в эти пары или тройки, отличаются друг от друга как своими пространственными характеристиками (аллопатрия с тенденцией к парапатрии, истинная парапатрия, симпатрия), так и размахом гибридизации — от интрогрессивного обмена генами до предельного случая полной репродуктивной изоляции. Анализ этих ситуаций, перечень которых мы приводим ниже, дает возможность как прямых (внутри пары или тройки форм), так и перекрестных (между парами и тройками) сравнительно-этологических и эволюционно-генетических сравнений.

1. Три формы черных каменок (комплекс Oenanthe picata — Passeriformes, Turdidae), по степени дифференциации отвечающие категориям мегаподвидов-полувидов. Парапатрия с дисперсией особей каждой формы в ареалы других. В большинстве зон контакта регулярная гибридизация. В одном регионе, вероятно, гибридогенная полиморфная популяция (3.1).

2. Испанская каменка и плешанка (Oenanthe hispanica, O. pleschanka — Passeriformes, Turdidae). В двух зонах контакта ситуации типа зоны перекрывания с широкой гибридизацией и (или) парапатрической гибридной зоны. В одном регионе, по всей видимости, полиморфная гибридогенная популяция (3.2).

3. Европейский жулан, туркестанский жулан, буланый сорокопут (Lanius collurio, L. phoenicuroides, L. isabellinus speculigerus — Passeriformes; Laniidae). Свободная алло- и парапатрическая гибридизация (3.3).

4. Черноголовая и желчная овсянки (Emberiza melanocephala, E. bruniceps — Passeriformes, Emberizidae). Начальные стадии парапатрической гибридизации без явных признаков интрогрессии (3.4).

5. Обыкновенная и белошапочная овсянки (Emberiza citrinella, E. leucocephalos — Passeriformes, Emberizidae). Широкая симпатрия с ограниченной гибридизацией, в одном регионе — симпатрическое скопление гиб-

ридов. Степень изоляции, таким образом, различна в разных точках зоны контакта (3.5).

6. Домовый, индийский и черногрудый воробьи (Passer domesticus, P. indicus, P. hispaniolensis — Passeriformes, Ploceidae). В одних регионах интрогрессия, приведшая к формированию нового вида гибридогенного происхождения, в других — ограниченная гибридизация (3.6).

7. Белошапочная черная и черношейная каменки (Oenanthe picata capistrata, O. finschii — Passeriformes, Turdidae). Широкая симпатрия. Практически полная изоляция. Возможны единичные случаи гибридизации (4.1).

8. Большой и малый скальные поползни (Sitta tephronota, Sitta neumayer — Rasseriformes, Sittidae). Семисимпатрия, гибриды не обнаружены (4.2).

9. Обыкновенная и степная пустельги (Falco tinnunculus, F. naumanni — Falconiformes, Falconidae). Широкая симпатрия. Взаимоотношения, как в предыдущем случае (4.3).

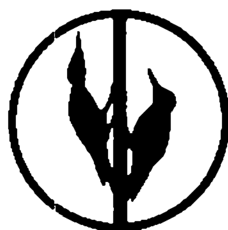
10. Синий и пестрый каменные дрозды (Monticola solitarius, M. saxatilis — Passeriformes, Turdidae). Широкая симпатрия. Практически полная изоляция. Единичные межвидовые гибриды (4.4).

11. Пустынные снегири — толстоклювый и монгольский (Bucanetes githagineus, B. mongolicus — Passeriformes, Fringillidae). Семисимпатрия. Полная изоляция (4.5).

Как видно из этого перечня, исследованы виды, относящиеся к двум отрядам птиц (в основном — к Воробьинообразным), 7 семействам и 8 родам. В числе изученных модельных объектов представлены виды с 4 наиболее распространенными типами пространственной структуры популяций — строго территориальные; гнездящиеся пространственно изолированными друг от друга парами, которые не охраняют собственных территорий; факультативно-колониальные; облигатно-колониальные.

3 ГЛАВА

СРАВНИТЕЛЬНЫЙ АНАЛИЗ БИОЛОГИИ И ПОВЕДЕНИЯ ФОРМ, ГИБРИДИЗИРУЮЩИХ В ЗОНАХ ВТОРИЧНОГО КОНТАКТА



Ситуации, проанализированные в этой главе, рассматриваются в порядке возрастания этологических различий внутри пар (или троек) генеалогически близких форм, контактирующих друг с другом. Как и следовало ожидать, уровень этих поведенческих различий в целом связан обратной зависимостью со степенью пространственного контакта взаимодействующих популяций. Поэтому в начале главы речь пойдет о формах, находящихся в отношениях парапатрии, затем — о семисимпатрических популяциях высоких рангов и, наконец, о близких видах, существующих в условиях широкой симпатрии.

3.1. Группа черных каменок Oenanthe picata (Blyth, 1847)

Под этим названием объединяются три хорошо диагносцируемые формы, первоначально описанные под следующими видовыми названиями: Saxicola picata Blyth, 1847; S. opistholeuca Strickland, 1849; S. capistrata Gould, 1865. Вопрос о биологической сущности и соответственно о таксономическом статусе этих форм по сей день остается спорным. Здесь существует минимум три точки зрения, преподносимых в разных модификациях. 1. Внутри комплекса выделяются три или два самостоятельных вида (Ticehurst, 1922; Зарудный, 1923а; Дементьев, 1937; Митропольский, 1980). 2. Комплекс представляет собой политипический вид с двумя или тремя подвидами (Иванов, 1940; Портенко, 1954; Потапов, 1959; Панов, Корзухин, 1974; Panow, 1980). 3. Существует единый монотипический полиморфный вид с тремя вариантами окраски самцов (Mayr, Stresemann, 1950; Paludan, 1959; и мн. др.).

В. М. Лоскот (1972) и вслед за ним Л. С. Степанян (1978а) объединили гипотезы 2 и 3, предположив, что вид O. picata включает в себя три подвида, которые различаются численным соотношением иногда двух, иногда трех морф и обозначаются в каждом случае по имени количественно преобладающей морфы. В этих построениях речь идет в основном о фенотипах самцов.

Если строго следовать определению понятия «полиморфизм», то его применение в данном случае сталкивается с заметными трудностями — даже если речь идет только о самцах и не учитывается гораздо менее регулярная изменчивость самок (Paludan, 1959, с. 207—208). Полиморфизм определяется как «прерывистая индивидуальная изменчивость» (Майр, 1971) с отсутствием промежуточных форм (Гиляров, 1975). Именно так понимали явление Э. Майр и Е. Штреземанн, когда обсуждали изменчивость окраски самцов черных каменок. Предполагалось, что она

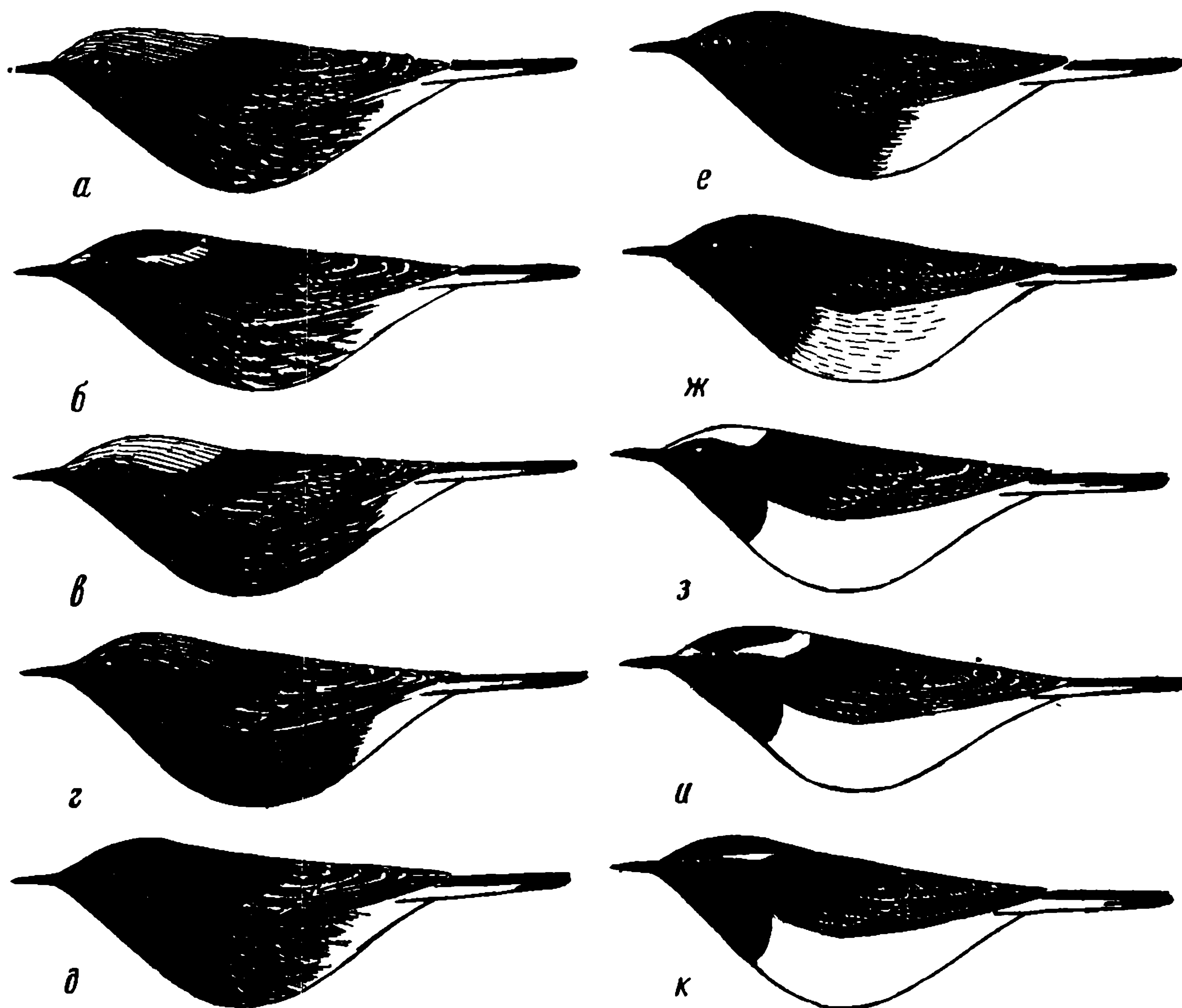
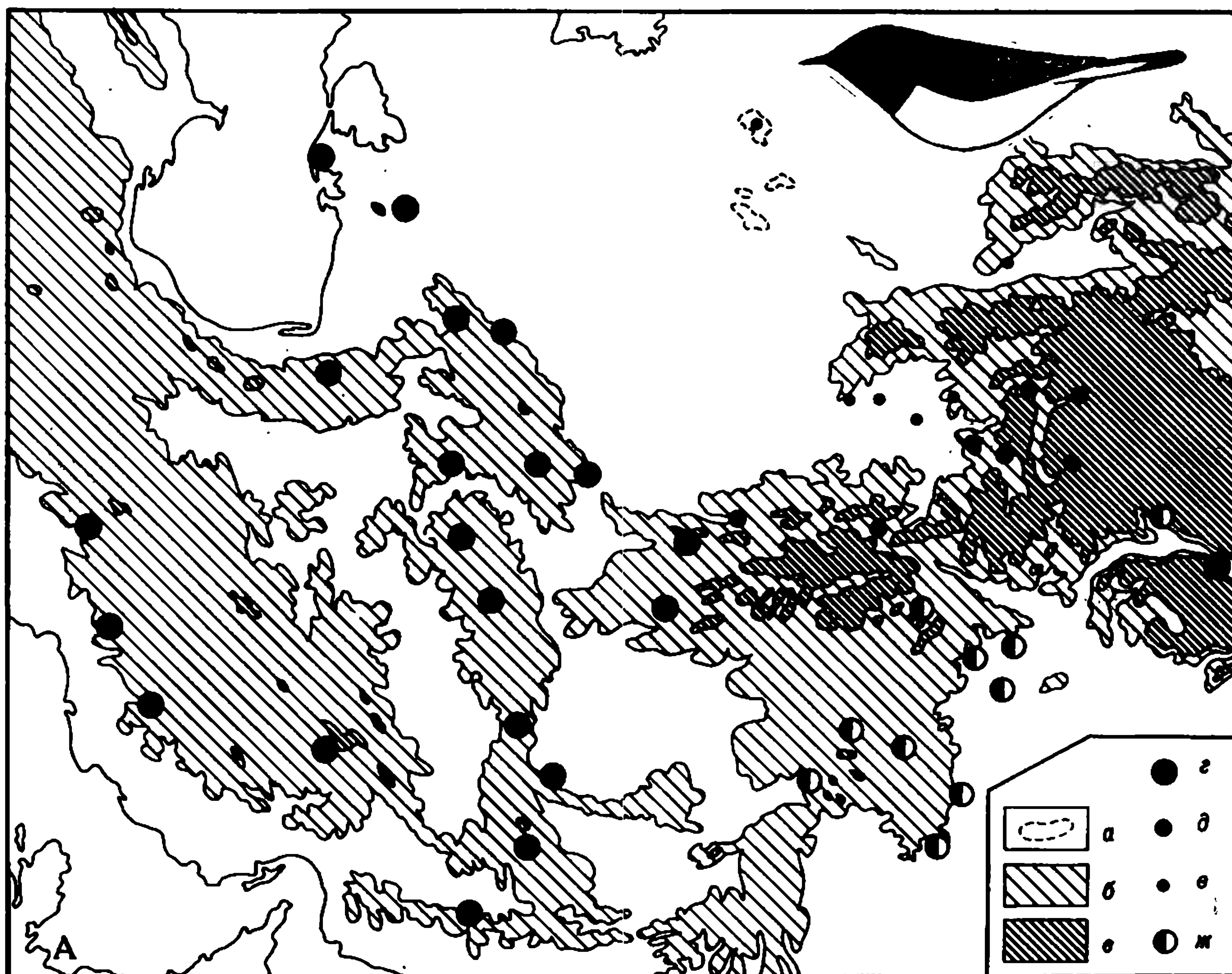


Рис. 16. Некоторые варианты окраски самцов гибридного происхождения

а—д — capistrata × opistholeuca («opistholeuca evreinowi»); *е, ж* — opistholeuca × picata; *з—к* — capistrata × picata. По материалам: *а* — экземпляр № 8 из Термеза (Зарудный, 1923); *б* — экземпляр автора из окрестностей Ширабада (коллекция Новосибирского ГУ); *в* — экземпляр № 17213 (Моголтау) из Ташкентского ГУ; *г, д* — экземпляры № 19763 (Гиссарский хребет, бассейн р. Кашкадарья) и № 18533 (Дарбаза) из коллекций Ташкентского ГУ; *е* — экземпляр № 151686 (100 км к юго-западу от Ташкента) из коллекций ЗИН; *ж* — экземпляр из северо-западного Афганистана (Paludan, 1959); *з* — самец, наблюдавшийся со слетками в окрестностях г. Красноводска; *и* — экземпляр № 15 (Зарудный, 1903); *к* — фенотип, в разных вариациях широко распространенный в Бадхызе

обусловлена дискретным наследованием признаков, определяемых всего лишь одной-двумя парами аллелей. В этом случае выражение признаков может быть альтернативным (например, голова черная или белая), что в действительности не соответствует реально наблюдаемой картине (см.: Зарудный, 1923; Портенко, 1954; Paludan, 1959; Лоскот, 1972; Panow, 1974, 1980; и др.). У самцов черных каменок описан целый спектр вариантов, промежуточных между тремя «типичными» фенотипами (рис. 16). Таким образом, можно предполагать, что различия в окраске самцов picata, opistholeuca и capistrata определяются полигенно.

О достаточно сложном наследовании окрасочных признаков говорит и разнообразие окраски самок. У форм picata и opistholeuca они по типу окраски сходны с самцами (см. ниже), тогда как у capistrata резко выражен половой диморфизм. Различия в окраске между capistrata и picata обнаруживаются даже у птенцов в гнездовом наряде (Зарудный, 1923; Лоскот, 1972). Все это наводит на мысль о далеко зашедшей дивергенции



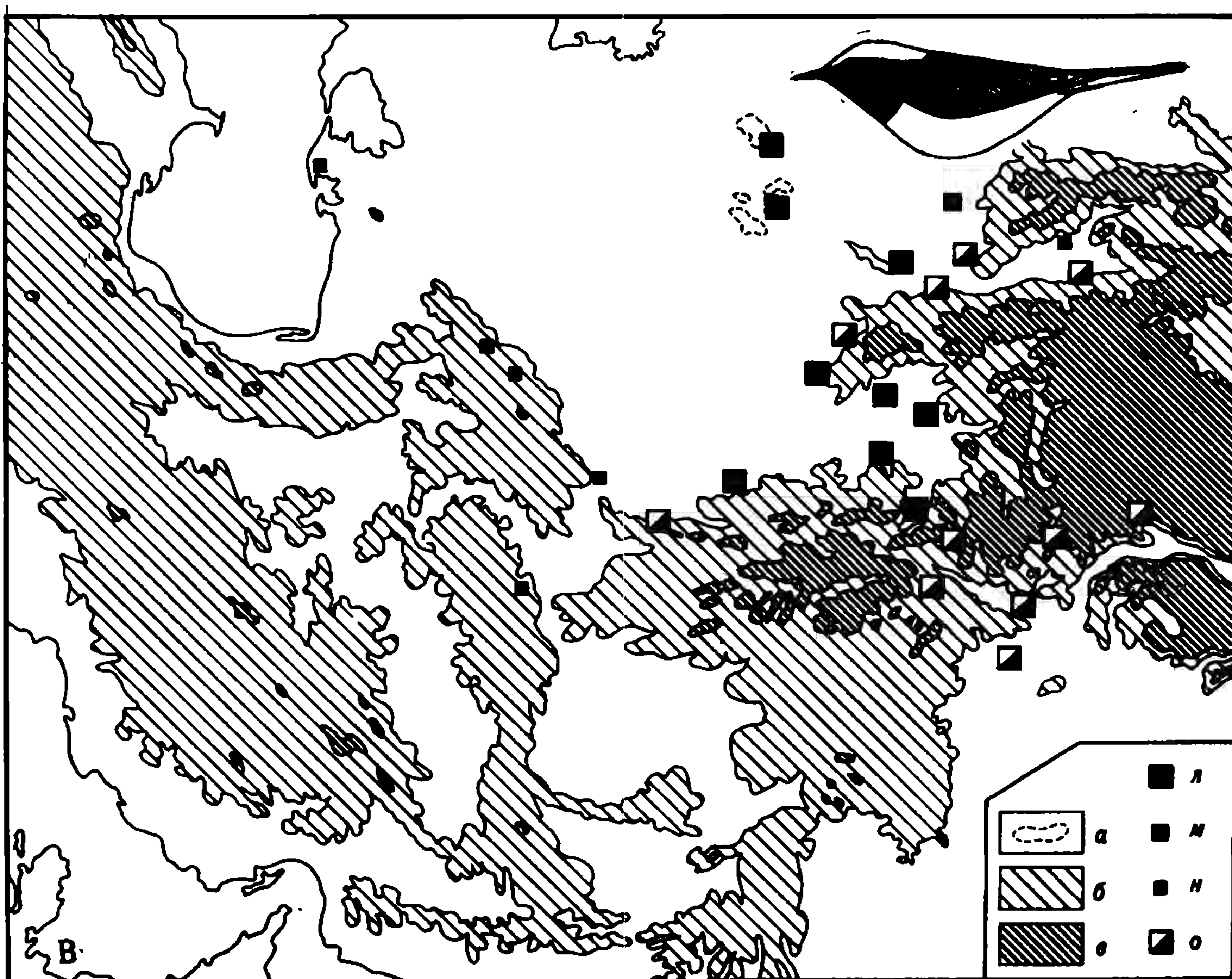
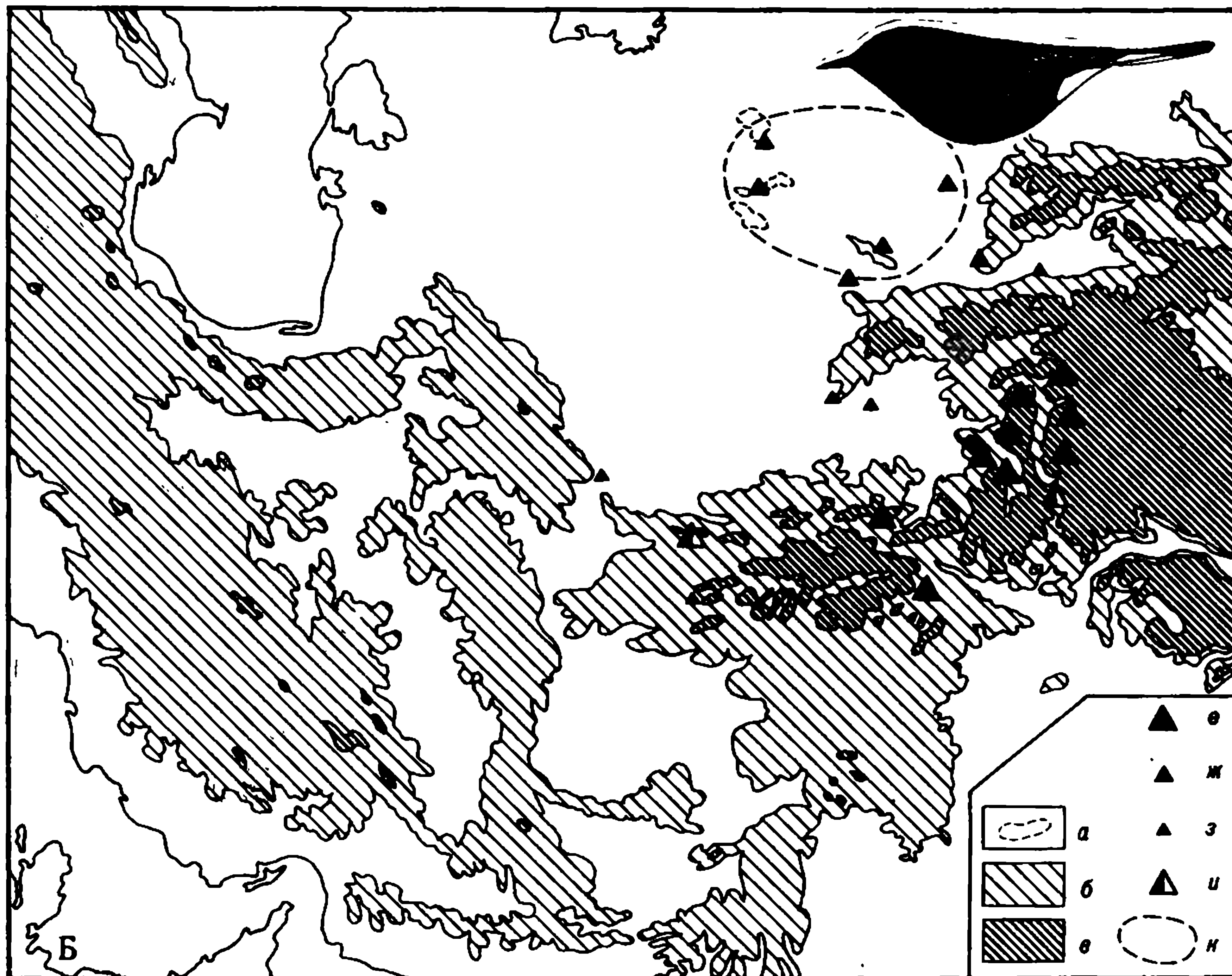
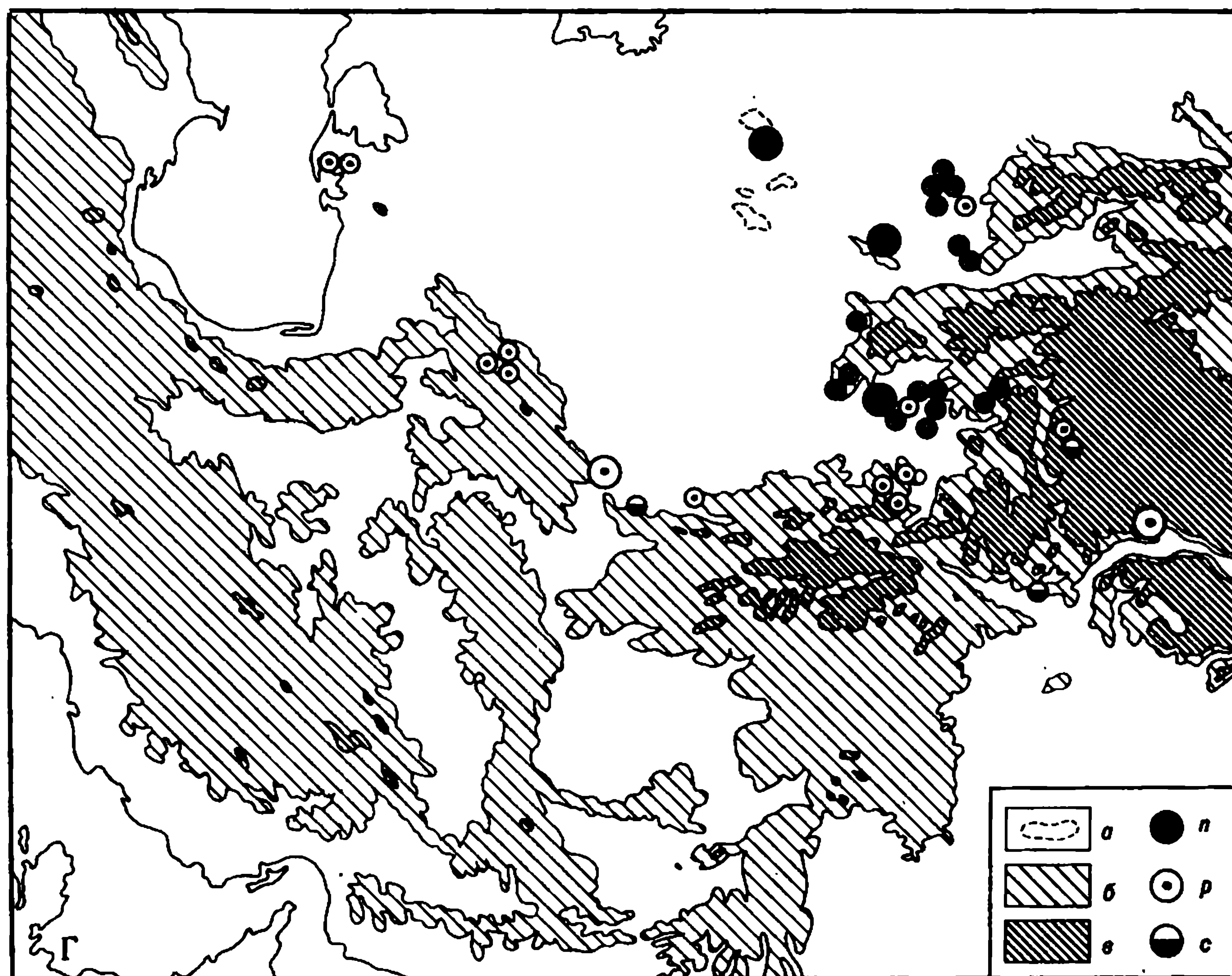


Рис. 17. Распространение трех форм черной каменки (*А—В*) и основные места находок гибридов (*Г*). Изображены только самцы

А — picata; *Б* — opistholeuca; *В* — capistrata; *а* — останцовые горы Кызылкумов (высота ниже 1000 м над уровнем моря); *б* — высоты от 1000 до 3000 м; *в* — высоты свыше 3000 м; *г, е, л* — данная форма представлена в абсолютном большинстве; *д, ж, м* — данная форма регулярно встречается в смешанной популяции; *е, з, н* — единичные находки самцов данной формы; *ж, и, о* — доля данной формы в смешанной популяции не установлена; *к* — участок ареала, где отсутствуют надежно опозна-





ваемые самки opistholeuca; *п* — фенотипы, объединяющие признаки capistrata и opistholeuca; *р* — фенотипы, объединяющие признаки picata и capistrata; *с* — фенотипы, объединяющие признаки picata и opistholeuca.

По данным из: Зарудный, 1903, 1923; Paludan, 1959; Лоскот, 1972; Ali, Ripley, 1973; Loscot, 1980; Panow, 1980; Любущенко и др., 1986; коллекции МГУ, ЗИН АН СССР, Ташкентского университета; неопубликованные данные О. В. Митропольского, Э. Р. Фоттелера, А. В. Матюхина, С. Ю. Любущенко

генных комплексов, ответственных за особенности окраски интересующих нас форм.

Помимо различий в окраске можно указать и на ряд других. В частности, К. Тайсхерст (Ticehurst, 1923) указывал на более крупные размеры формы capistrata. По длине крыла самцы этой формы старше года (92,6±±0,55; n=20) достоверно отличаются от самцов picata того же возраста из Копетдага (91,1±0,42; n=8; P<0,05) и из окрестностей Красноводска (90,1±0,56; n=14; P<0,01). По массе тела 15 взрослых самцов picata из последней точки (20,5±0,22 г) с высокой достоверностью (P<0,001) отличаются от самцов capistrata из Афганистана (23,2±0,63 г; n=9: см. Paludan, 1959). Различия по этим признакам между формой opistholeuca и двумя другими недостоверны. С полученными данными хорошо согласуются результаты сравнения размеров яиц. Различия по ширине яиц у форм capistrata и picata высоко достоверны (P=0,001) и соответствуют различиям между хорошими видами каменок (такими, например, как O. finschii и O. deserti). Различия между формами picata и opistholeuca по этому признаку недостоверны [1].

Форма capistrata отличается от двух других также по характеру предпочитаемых ландшафтов и по динамике годового цикла (см. 3.2.3А). Как мы попытаемся показать ниже, есть основания говорить и о количественных различиях в поведении всех трех форм.

Все сказанное наводит на мысль, что различия между рассмотренными формами носят отнюдь не чисто поверхностный, но системный характер. Различия такого рода могут быть накоплены лишь в условиях длительной пространственной изоляции. Как следует из характера современного распространения черных каменок (рис. 17), автохтонные ареалы picata, opistholeuca и capistrata первоначально могли ограничиваться соответственно Иранским нагорьем, высокогорьями Бадахшана—Гиндукуша и низкогорьями Средней Азии. В период изоляции picata и opistholeuca достигли уровня различий, отвечающих хорошо дифференцированным подвидам. Форма capistrata уклонилась еще более значительно, так что по отношению к первым двум она может рассматриваться в качестве мегаподвида или полувида (Panow, 1980). Последующее расширение ареалов всех трех форм привело к формированию нескольких зон вторичного контакта и гибридизации. Последняя в большинстве случаев имеет место в условиях алло-парапатрии и обязана дисперсии особей (одно- или двусторонней) в ареалы других форм. Исключение составляет, вероятно, северо-восточный участок ареала, где локализована обширная область совместного обитания форм opistholeuca и capistrata. Можно полагать, что в результате длительной интрогрессивной гибридизации здесь сформировалась панмиктическая популяция, в которой изменчивость самцов может быть понята как проявление сбалансированного генетического полиморфизма.

[1] Средние по ширине яиц у форм picata, opistholeuca и capistrata составляют соответственно 15,5±0,09 (n=49), 15,7±0,10 (n=35) и 16,0±0,06 (n=62). Средние по длине: 20,2±0,11, 20,6±0,17, 20,5±0,09 (по данным автора, Н. А. Зарудного, О. В. Митропольского, Э. Р. Фоттелера, Б. Н. Гурова). Как известно, надежным коррелятом размеров самок может служить прежде всего ширина яиц (Grant, 1982; Ojanen et al., 1983).

3.1.1. Фенотипический облик популяций и состав размножающихся пар в разных частях ареала черных каменок

Приводимые здесь данные базируются на результатах учетов (маршрутных либо абсолютных) в 11 популяциях из пределов СССР (популяции 1—8, 10—12 на рис. 18) и одной из Афганистана (популяция 9: Paludan, 1959). Исследованиями автора были охвачены популяции 1—5 из ареала формы picata (1966—1968, 1972, 1976—1977, 1985—1987 гг.), популяция 6 из автохтонного ареала формы capistrata (1971, 1973 гг.), популяции 7 и 8 из автохтонного ареала формы opistholeuca (1972 г.) и смешанная популяция capistrata — opistholeuca из северных предгорьев хребта Нуратау (1984 г.). Материалы по двум другим смешанным популяциям capistrata — opistholeuca нам любезно предоставили С. Ю. Любущенко и А. В. Матюхин, проводящие долговременное изучение меченой популяции 10 (Приташкентский Каратау), а также О. В. Митропольский и Э. Р. Фоттелер (многолетние маршрутные учеты в останцовых горах пустыни Кызылкум, популяция 12). Собственные данные автора, касающиеся популяции 8, дополнены материалами из работ Л. С. Степаняна (1969) и В. М. Лоскота (1972).

Окраска самцов. Как видно из рис. 18, только в ареале формы picata имеются популяции (2 и 3), где все без исключения самцы имеют стандартный фенотип. В двух других популяциях из ареала picata (1 и 4) отмечались единичные самцы с фенотипом capistrata (наши данные, Ю. В. Мищенко, личное сообщ.; см. также: Зарудный, 1903). Нельзя исключить возможность, что такие самцы представляют собой мутантов (генетически чистые picata с окраской головы как у capistrata [2]), однако много более вероятно, что их появление есть результат дисперсии (случайных залетов) особей capistrata в ареал picata. Эти иммигранты осуществляют перенос чуждых генов, которым и обязана белизна в окраске головы некоторых самцов типа picata в центре ареала этой формы (Зарудный, 1903). По нашим данным, в центральном Копетдаге доля подробных самцов (рис. 16, *к*) составляет около 5 % [3].

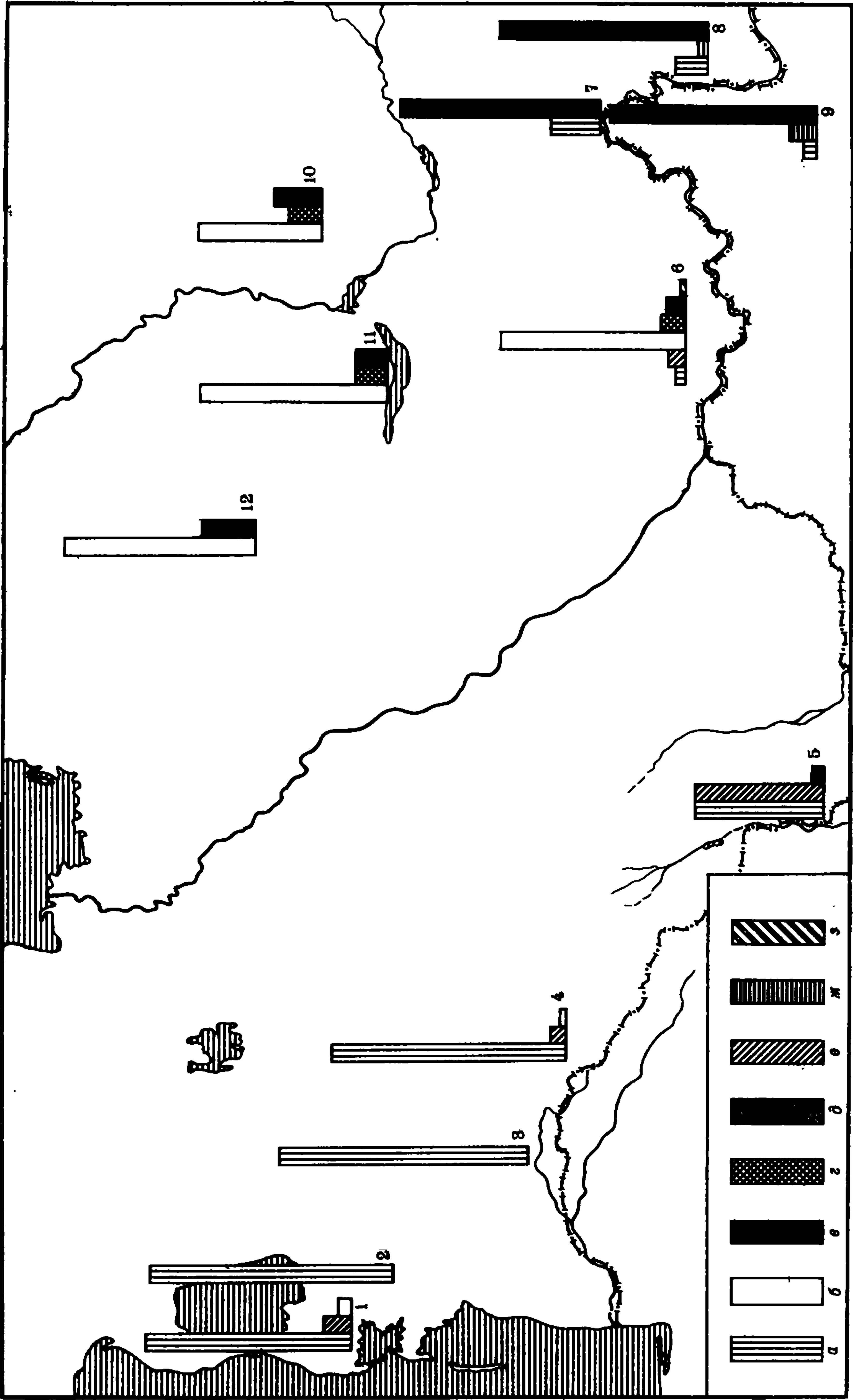
Предположение, согласно которому такого рода вариации обязаны проникновению генов capistrata в ареал picata, подтверждается при анализе популяции последней формы из крайне восточного участка ее ареала

---

[2] Упомянем в этой связи, что окрашенные по типу самцов самки форм picata и opistholeuca нередко имеют посветление в области темени (рис. 19, *д*, *и*).

[3] Сравнительно высокая концентрация аберрантных фенотипов (самцы с разной степенью развития белизны на голове) в популяции 1 (рис. 18) выглядит неожиданным, если не принимать во внимание замкнутый характер этой популяции. В изолированном низкогорном массиве площадью не более 2 кв. км обитает около 40 пар черных каменок. Единственный залет самца capistrata и его успешное гнездование на протяжении ряда последовательных лет — достаточное условие для накопления и распространения признака «белоголовости» в данной популяции.

Соотношение фенотипов в популяции 1, показанное на рис. 18, высчитано по данным визуальных учетов. При таком методе регистрации около 85 % местных самцов диагносцированы как «типичные» picata. Позже (в 1988 г.) в этой популяции были пойманы для кольцевания и тщательно осмотрены 33 самца. Оказалось, что из них только 9 (27,3 %) соответствуют этому диагнозу, т. е. не имеют примеси белых перьев в оперении головы. У 18 других (54,5 %) слабая белизна в области виска (реже на уздечке) не могла быть замечена при наблюдении в бинокль. И лишь 6 (18,2 %) самцов опознавались как «гибриды» на расстоянии (данные автора и В. И. Грабовского).



1
2
3
4
5
6
7
8
9
10
11
12
а
б
в
г
д
е
ж
з

(Бадхыз, популяция 5), ближайшего к ареалу формы capistrata. Здесь самцы типа picata с той или иной степенью развития белизны на голове составляют в разные годы от 26,6 до 81,8 % (Panow, 1980), а при суммарных подсчетах оказываются столь же многочисленными, как и фенотипически чистые самцы picata. Гнездование типичного самца capistrata зарегистрировано здесь лишь однажды (Бельская, 1961).

Аналогичная картина увеличения фенотипического разнообразия с продвижением из центра автохтонного ареала данной формы в его краевые участки, навстречу ареалам других форм, наблюдается и при рассмотрении юго-восточной группы популяций (6—9 на рис. 18). В популяциях 7—9 из автохтонного ареала opistholeuca абсолютно доминируют самцы, полностью отвечающие диагнозу этой формы. Здесь никогда не отмечались фенотипы, описанные Н. А. Зарудным (1923а) как «opistholeuca evreinowi». Что же касается популяции 6, где полностью доминирует форма capistrata, самцы типа «evreinowi» (рис. 16, *а—д*) численно превосходят самцов с «чистым» фенотипом opistholeuca (соотношение составляло за 2 года 60,0 : 40,0 и 54,6 : 45,4). Едва ли можно сомневаться в том, что особи типа «evreinowi» представляют собой результат гибридизации opistholeuca × capistrata.

Особо следует остановиться на популяциях 10—12 из «зоны перекрывания ареалов» opistholeuca и capistrata. Как видно из рис. 18, все эти популяции однотипны по своему фенотипическому составу, заметно отличаясь от смешанной популяции 6 [4]. Наиболее полно изучена популяция 10 (Любушенко и др., 1986; Любушенко, Матюхин, неопубликованные данные). Говоря об этих популяциях, подчеркнем существование резкой границы между фенотипом «capistrata» и двумя другими («opistholeuca» и «evreinowi») и наряду с этим — все градации переходов между последними двумя фенотипами. Несколько забегая вперед, укажем, что в потомстве самцов «evreinowi» могут быть как самцы «evreinowi», так и самцы «capistrata». В каждом данном выводке найдены самцы либо того, либо другого типа.

Окраска самок. Для понимания генетических и эволюционных взаимоотношений внутри комплекса черных каменок одним из критических является вопрос о собственной специфике окраски самок каждой из рас-

←

Рис. 18. Фенотипический состав популяций черных каменок (самцы). Соотношения разных фенотипов даны в процентах

Показаны следующие популяции (в скобках — число учтенных самцов): *1* — массив Карадаг в окрестностях Красноводска (19); *2* — хребет Большой Балхан (11); *3* — западный Копетдаг (Сюнт-Хасардагский заповедник; 13); *4* — центральный Копетдаг (окрестности поселка Геок-Тепе; 59); *5* — Бадхызский заповедник (Акар-Чешме; 26); *6* — юго-восточный Узбекистан, долина р. Ширабад (129); *7* — предгорья Дарвазского хребта (Калаи-Хумб; 5); *8* — Бадахшан (окрестности Хорога, долина р. Шахдара; 88); *9* — Афганский Бадахшан (71); *10* — Приташкентский Каратау (Дарбаза; 117); *11* — северные предгорья хребта Нуратау (16); *12* — останцовые горы Кызылкумов (хребты Кульджуктау, Тамдытау, Букантау; 128).

а — picata; *б* — capistrata; *в* — opistholeuca; *г* — evreinowi (capistrata × opistholeuca); *д* — opistholeuca + evreinowi; *е* — picata × capistrata; *ж* — picata × opistholeuca; *з* — прочие. По источникам, перечисленным в тексте

---

[4] Среди прочих отличий следует отметить отсутствие в популяциях 10—12 фенотипа picata и близких к нему. Лишь однажды наблюдали самца picata в массиве Букантау (25.III 1980; Фоттелер, неопубликованные данные). В Приташкентском Каратау в 1985 г. отмечено успешное гнездование самца с фенотипом picata × capistrata (Любушенко и др., 1986). Наиболее принципиальная особенность популяций 10—12 — это мономорфизм окраски самок.

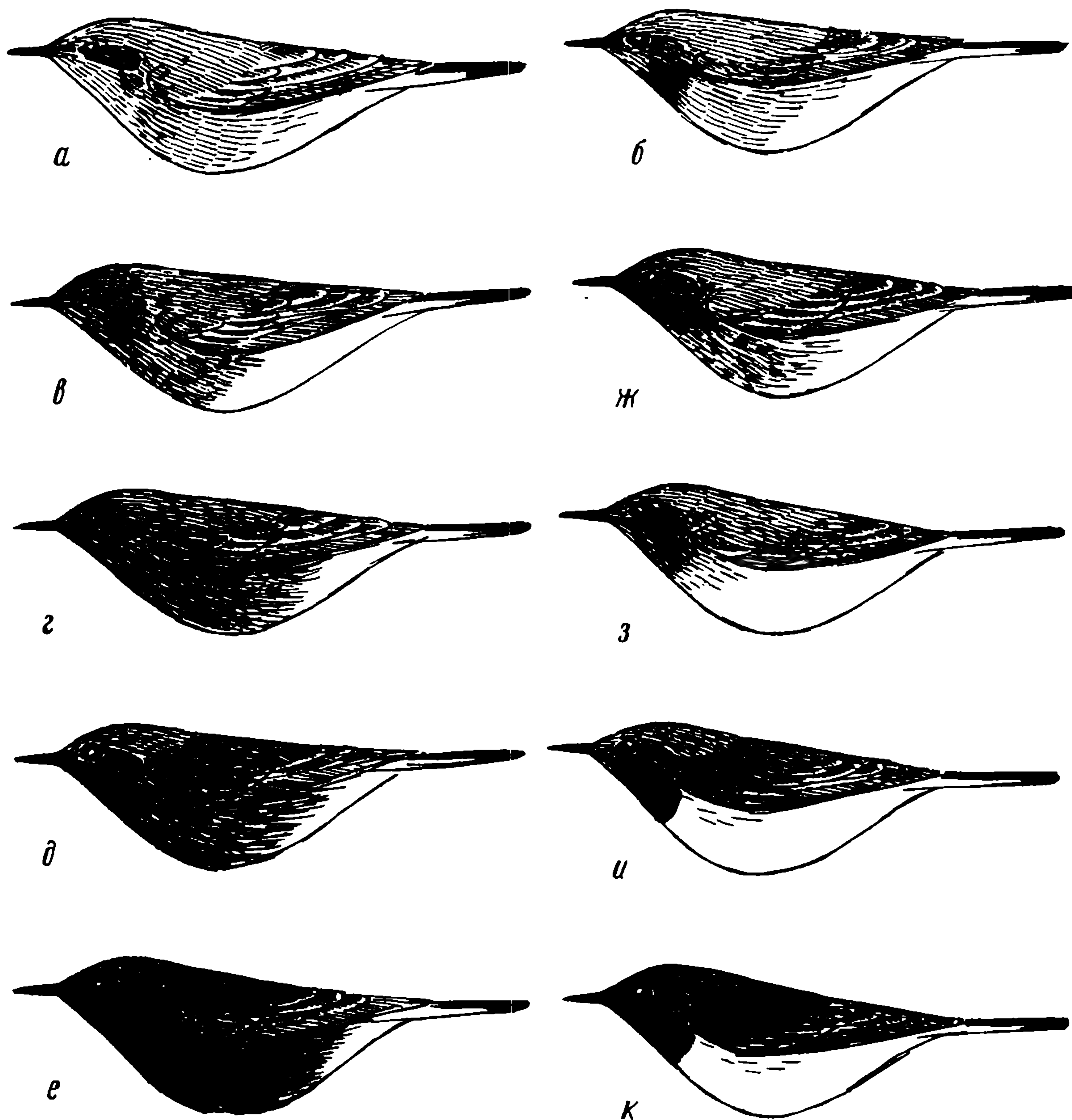


Рис. 19. Окраска самок черных каменок

а — типичная самка формы capistrata (вариант 1с); *б* — менее распространенный вариант окраски самок из автохтонного ареала формы capistrata (2с); *в—е* — самки opistholeuca из Бадахшана (*в* — 1о, *г* — 2о, *д*, *е* — 3о); *ж—к* — самки picata из западной Туркмении (*ж* — 1р, *з* — 2р, *и*, *к* — 3р). Варианты «*а*», «*б*», «*в*» и «*ж*» надежно не распознаются (см. текст)

сматриваемых форм. Впервые этим вопросом заинтересовался К. Палудан (Paludan, 1959). Ему, однако, не удалось обнаружить сколько-нибудь очевидных закономерностей, поскольку он работал в ареале смешанной популяции всех трех форм.

Исходным моментом для решения проблемы идентификации самок должен послужить анализ изменчивости их окраски в генетически однородной выборке. Такую возможность предоставляет форма picata из западных участков ее ареала. Приняв, что практически все самки (как и самцы) принадлежат здесь данной форме, нетрудно показать, что даже в генетически однородной выборке изменчивость самок носит более или менее континуальный характер (рис. 19, *ж—к*). Внутри этого континуума мы ус-

ловно выделяем три типа, из которых один (1р) близок к окраске особей обоих полов в гнездовом наряде, другой (3р) сходен с окраской взрослых самцов данной формы (нередко почти идентичен ей), а третий (2р) по ряду признаков промежуточен между 1р и 3р. Мы предполагаем, что эти градации обязаны возрастной изменчивости: особи типа 1р могут быть первогодками, тогда как самки 3р представляют особей старших возрастных групп.

Сходный тип изменчивости самок мы обнаруживаем и в памирском (автохтонном) участке ареала opistholeuca (рис. 19, *в—е*), с той лишь разницей, что вариации 2о и 3о, в отличие от соответствующих вариаций 2р и 3р, имеют темную окраску брюшка.

Чистые популяции capistrata, по всей видимости, вообще отсутствуют, поэтому изменчивость самок здесь обязана как возрастной изменчивости особей данной формы, так и присутствию самок picata, opistholeuca и всевозможных гибридных фенотипов. Тем не менее в этих популяциях численно полностью доминируют светлые самки типа 1с (рис. 19, *а*; табл. 7). Не исключено, что с возрастом у самок capistrata происходит потемнение горла, почему мы ориентировочно относим к этой форме и самок типа 2с (рис. 19, *б*). Однако все или часть из них в принципе могут иметь гибридное происхождение (например, picata × capistrata). Необходимо подчеркнуть, что достоверное распознавание в поле и даже на тушках вариантов 1с, 2с, 1р и 1о сильно затруднено, поскольку все они связаны друг с другом целой гаммой постепенных переходов.

Несмотря на эти и ряд других трудностей (см.: Paludan, 1959, с. 208—209), можно показать, что географическое распределение самок, надежно опознаваемых до подвида, носит достаточно закономерный характер, т. е. в целом соответствует размещению самцов «своих» форм. Как и следовало ожидать, наиболее пестрым фенотипическим составом отличаются выборки из регионов, находящихся на стыке ареалов всех трех форм (табл. 7).

В свете сказанного совершенно неожиданным оказывается высокое постоянство окраски самок в области совместного обитания форм opistholeuca и capistrata на северо-западе Средней Азии (популяции 10—12

Таблица 7

Соотношение разных вариантов окраски самок в некоторых популяциях черных каменок

Тип окраски	Число наблюдавшихся особей						
	Ареал формы picata				Смешанная популяция в ареале capistrata	Ареал формы opistholeuca	
	Красноводск	Б. Балхан	Центральный Копетдаг	Бадхыз	Ширабад	Калаи-Хумб	Хорог
1с	—	—	2(18,2)	3(11,5)	64(68,8)	—	1(4,4)
2с	—	—	—	1(3,8)	10(10,7)	—	—
1р	—	2(16,7)	—	1(3,8)	2(2,2)	—	1(4,4)
2р	3(18,7) *	3(25,0)	2(18,2)	8(30,9)	4(4,3)	—	3(13,0)
3р	13(81,3)	7(58,3)	7(63,6)	13(50,0)	5(5,4)	—	—
1о	—	—	—	—	3(3,2)	1(12,5)	7(30,4)
2о	—	—	—	—	2(2,2)	4(50,0)	7(30,4)
3о	—	—	—	—	3(3,2)	3(37,5)	4(17,4)
	16	12	11	26	93	8	23

* В скобках — процент.

на рис. 18; см. также рис. 17, *Б*). В Приташкентском Каратау, а также в горных массивах Нуратау, Тамдытау и Букантау подавляющее большинство самок окрашено по типу 1с. Изредка встречаются самки 2с и 1о, окраска которых не выходит за пределы нормальной изменчивости самок формы capistrata. При том, что в выборках из этого региона по самцам фенотип opistholeuca в некоторые годы составляет до 50 % (в среднем порядка 20—30 %), самки с фенотипами 2о и 3о, типичные для автохтонных популяций данной формы, здесь полностью отсутствуют.

Сравнивая эти популяции с популяцией 6, мы обнаруживаем там и тут бесспорно гибридный фенотип evreinowi (capistrata×opistholeuca). Вместе с тем в популяции 6 присутствуют самки, характерные для обеих родительских форм, тогда как в популяциях 10—12 — лишь для одной capistrata. Отсюда напрашивается мысль, что генетические процессы, идущие в сравниваемых популяциях, принципиально различны. Популяция 6 существует в условиях алло-парапатрии, обеспечивающей постоянный приток особей (самцов и самок) из памирского ареала opistholeuca в автохтонный ареал capistrata. Иными словами, данная зона гибридизации оказывается сравнительно «молодой». В отличие от нее популяции 10—12 пространственно изолированы от автохтонного ареала opistholeuca. Они, как мы полагаем, локализованы в древноей зоне гибридизации форм capistrata и opistholeuca. Интрогрессивная гибридизация привела здесь к формированию генетически единой популяции, полиморфной по фенотипу самцов, но мономорфной по фенотипу самок (обсуждение альтернативной гипотезы см. в заключении к данному очерку).

Состав размножающихся пар. Вопрос о степени ассортативности скрещиваний в смешанных популяциях черных каменок мы рассмотрим отдельно для популяций из зон алло-парапатрии (или краевых перекрываний ареалов) и из обширной зоны совместного обитания фенотипических capistrata и opistholeuca из северо-восточных районов Средней Азии.

По первой группе популяций мы располагаем достаточно полными данными из двух регионов. Это юго-восточный Узбекистан (популяция 6) и Бадахшан (популяция 8). Соотношение в числе гомогамных и гетерогамных пар в популяции 6 проанализировано на материалах по составу 94 пар (в скобках приводятся теоретически ожидаемые величины, отвечающие ситуации случайного скрещивания):

Фенотип самцов	Фенотип самок			
	capistrata	opistholeuca	picata	всего
capistrata	58(58,2)	6(6,2)	9(8,5)	73
opistholeuca	12(12,7)	2(1,4)	2(1,9)	16
picata	5(3,9)	—(0,4)	—(0,6)	5
Итого	75	8	11	94

Легко видеть, что эмпирическое распределение чрезвычайно близко к теоретически ожидаемому. Отсюда следует вывод, что ассортативность скрещиваний в данной популяции отсутствует или по крайней мере не является правилом. Последняя оговорка необходима, поскольку в популяциях, где имеет место гибридизация, генетическую конституцию самок не всегда возможно установить с полной достоверностью.

Картину, аналогичную только что описанной, мы обнаружили и в популяции 8 из Бадахшана:

Фенотип самцов	Фенотип самок		
	opistholeuca	picata	всего
opistholeuca	18 * (17,4)	2 (2,6)	20
picata	2 ** (2,6)	1 *** (0,4)	3
Итого	20	3	23

* Три самца, возможно, гибридного происхождения.

** Один самец — фенотипически чистый picata, другой — гибрид picata× ×capistrata.

*** Самец с примесью признаков capistrata (белые перышки за глазами); самка типа 1р—2о.

Данные, полученные С. Ю. Любущенко и А. В. Матюхиным в Приташкентском Каратау (популяция 10), дают прямое подтверждение оппортунистичности поведения самок при выборе полового партнера. Наблюдения проводились за индивидуально помеченными самками, для которых известен фенотип их отцов. Из трех самок, отцами которых были самцы с фенотипом capistrata, две впоследствии сформировали пары с самцами того же фенотипа, тогда как третья один раз была в паре с самцом capistrata и один раз — с самцом evreinowi. Из двух самок, отцами которых были самцы opistholeuca, одна размножалась в паре с opistholeuca, а другая в разные годы имела в качестве половых партнеров двух разных самцов capistrata. Таким образом, в семи известных случаях мы имеем четыре гомогамные пары и три гетерогамные. Оценивая эти результаты, следует помнить, что фенотип самца (и тем более сведения об отцовстве самки) далеко не являются достаточным свидетельством чистоты генетической конституции данной особи (известно, например, что отцами самцов с фенотипом capistrata могут быть «гибридные» самцы evreinowi).

3.1.2. Сравнительный анализ поведения форм picata, opistholeuca и capistrata

Все сложности, связанные с интерпретацией ареалогических и таксономических отношений этих трех форм, находят параллель и при попытках оценить степень сходства и различий в их поведении. К тем трудностям, с которыми связана любая процедура сравнительного анализа сложно структурированных систем, в данном случае добавляется и ряд дополнительных сложностей. Они вызваны, во-первых, типологическим многообразием коммуникативных сигналов (что вообще характерно для видов семейства Turdidae), и, во-вторых, их высокой индивидуальной изменчивостью (что в наибольшей степени относится к песенному репертуару). Вместе с тем из-под этого внешне бесконечного многообразия явственно выступают черты некоего структурного «архетипа», придающего несомненную общность не только сигнальным системам интересующих нас форм, но и близкого к ним вида O. finschii (см. 4.1).

Единая для указанных таксонов (и в значительной степени — для всех видов р. Oenanthe) канва внутрипопуляционных и межиндивидуальных отношений создает тот социальный фон, без рассмотрения которого невозможно уяснить более тонкие нюансы организации собственно ком-

муникативного поведения. Поэтому детальному сравнительному анализу средств сигнализации мы предпошлем принципиальную схему организации межиндивидуальных взаимодействий на разных стадиях репродуктивного цикла.

3.1.2А. Принципиальная схема социальных процессов в гнездящихся популяциях каменок рода Oenanthe

Формирование гнездящейся популяции начинается с прилета самцов. Поскольку он асинхронен, плотность популяции не остается постоянной. С ее постепенным увеличением меняется и та социальная обстановка, в которую попадают вновь прилетающие самцы. Соответственно поведение самцов, прилетающих в начале, в середине и в конце фазы становления дема, зачастую оказывается достаточно различным (Панов, 1978; см. также: Pointe, Bedard, 1984).

Самцы, занимающие свои индивидуальные участки первыми, вначале социально малоактивны и редко демонстрируют экспрессивные формы поведения (типа самарекламирующих полетов, интенсивного пения и т. д.). Это, вероятно, в большей мере обусловлено отсутствием визуальных и акустических контактов между самцами при малой плотности популяции.

Самцы, прилетающие позже, вынуждены оспаривать право на территорию у тех, которые уже заняли свои участки. На этой почве возникают длительные конфликты, в ходе которых пригодное пространство делится между претендентами и устанавливаются регламентированные рубежи территорий с местами постоянных встреч между соседями. Здесь последние в дальнейшем периодически контактируют друг с другом во время патрулирования границ своих территорий. Чем мельче территории, тем более плотно эти контакты распределены во времени и тем выше взаимная социальная стимуляция внутри дема.

Следствием такой взаимной стимуляции является интенсификация демонстративных полетов у самцов и их песенной активности. Все это по принципу положительной обратной связи приводит к дальнейшему усилению социальной напряженности в жизни дема. В результате самцы данного сообщества, если они еще не приобрели самок, совершают свои брачные демонстрации «вхолостую», пытаются вступать в контакты с особями других видов и нередко проделывают в одиночестве полный цикл предкопуляционного поведения, за которым следует «ложная копуляция» с неодушевленными предметами (камнями, кусками глины, веточками и т. д.).

Прилет самок также сильно растянут во времени. Некоторые самки возвращаются на свои прошлогодние территории и остаются с тем самцом, который уже занял этот участок (вне зависимости от внешнего облика хозяина и интенсивности его брачных демонстраций). Другие, прежде чем остановиться на том или ином участке, поочередно осматривают территории нескольких самцов (Панов, Корзухин, 1974). Выбор самки определяется, таким образом, двумя разными категориями стимулов — размерами и качеством территории и особенностями облика и поведения самца. Поскольку поведение самцов существенно варьирует, будучи тесно зависимым от плотности популяции и от уровня социальной стимуляции в данном деме, определяющим моментом в решениях самки является, вероятно, качество территории самца.

Образование пары отнюдь не является однократным актом — это процесс, занимающий несколько часов, на протяжении которых поведение партнеров становится все более согласованным. Длительность самого процесса, вариабельность поведения самцов в первый момент появления самки, «оппортунистический» характер действий обоих партнеров в ходе их взаимной настройки друг на друга при одновременном обследовании территории самкой — все это делает данный тип взаимодействий весьма далеким от какой-либо стереотипности.

Последующий этап консолидации пары проходит под знаком освоения территории самкой, а также регламентированных центров социальной активности (убежища для будущего гнезда; мест свиданий, где позже птицы будут спариваться; совместных кормовых угодий; и т. д.) — обоими членами пары. В ходе этого процесса утилизирумое парой пространство становится персонально и социально организованным. Неповторимые особенности сигнального поля, регулирующего взаимоотношения членов данной пары, модифицируют в каждом данном случае видоспецифическую схему коммуникативного поведения и тем самым служат важным источником его внутрипопуляционной изменчивости.

К концу гнездостроения (осуществляемого только самкой) приурочен период копуляций, продолжающийся у каждой данной пары около недели. Акты копуляции сильно разнесены во времени, и каждый требует для своего осуществления длительной подготовки со стороны обоих партнеров. Поведение самца в эти моменты характеризуется хаотичным смешением действий из репертуара комфортного и сигнального поведения, непредсказуемыми переходами от повышенной двигательной активности к полной инактивности, периодическими посещениями привычных мест свиданий с самкой и т. д. (см. 3.1.2В). Признаки фрустрации прослеживаются и в поведении самки, у которой наблюдается явная борьба между стремлением сблизиться с самцом и тенденцией уйти от непосредственных взаимодействий с ним (дистантная амбивалентность). Таким образом, хотя сам акт копуляции обладает достаточно устойчивыми видовыми характеристиками, все взаимодействие в целом ни в какой мере не подчиняется какой-либо шаблонной схеме (см.: Панов, 1978; Иваницкий, 1981).

Когда самка приступает к насиживанию, самец вновь, как и до образования пары, оказывается в условиях социальной и половой депривации. Самец не кормит самку на гнезде и, таким образом, имеет возможность контактировать с ней лишь в короткие моменты ее вылета на кормежку. Результатом является интенсификация экспрессивного поведения самца (в частности, демонстративных полетов и других форм саморекламирования); нереализуемые половые мотивации проявляются в форме вакуумной активности и «копуляций» с неодушевленными объектами. Самцы, находящиеся в таком состоянии, наблюдают за событиями на соседних территориях и ловят момент подготовки к копуляции у ее хозяев, чтобы в последний момент попытаться покрыть самку. Они прилагают активные усилия к тому, чтобы привлечь на свой участок самок, запоздавших на пролете, а в случае удачи могут подавлять попытки своей первой самки изгнать новую пришелицу (Иваницкий, 1978, наши данные по форме picata из Бадхыза). Все это создает предпосылки для полигинии (Любушенко, Матюхин, неопубликованные данные), промискуитета и в определенных обстоятельствах для межвидовой гибридизации (см. 1.4).

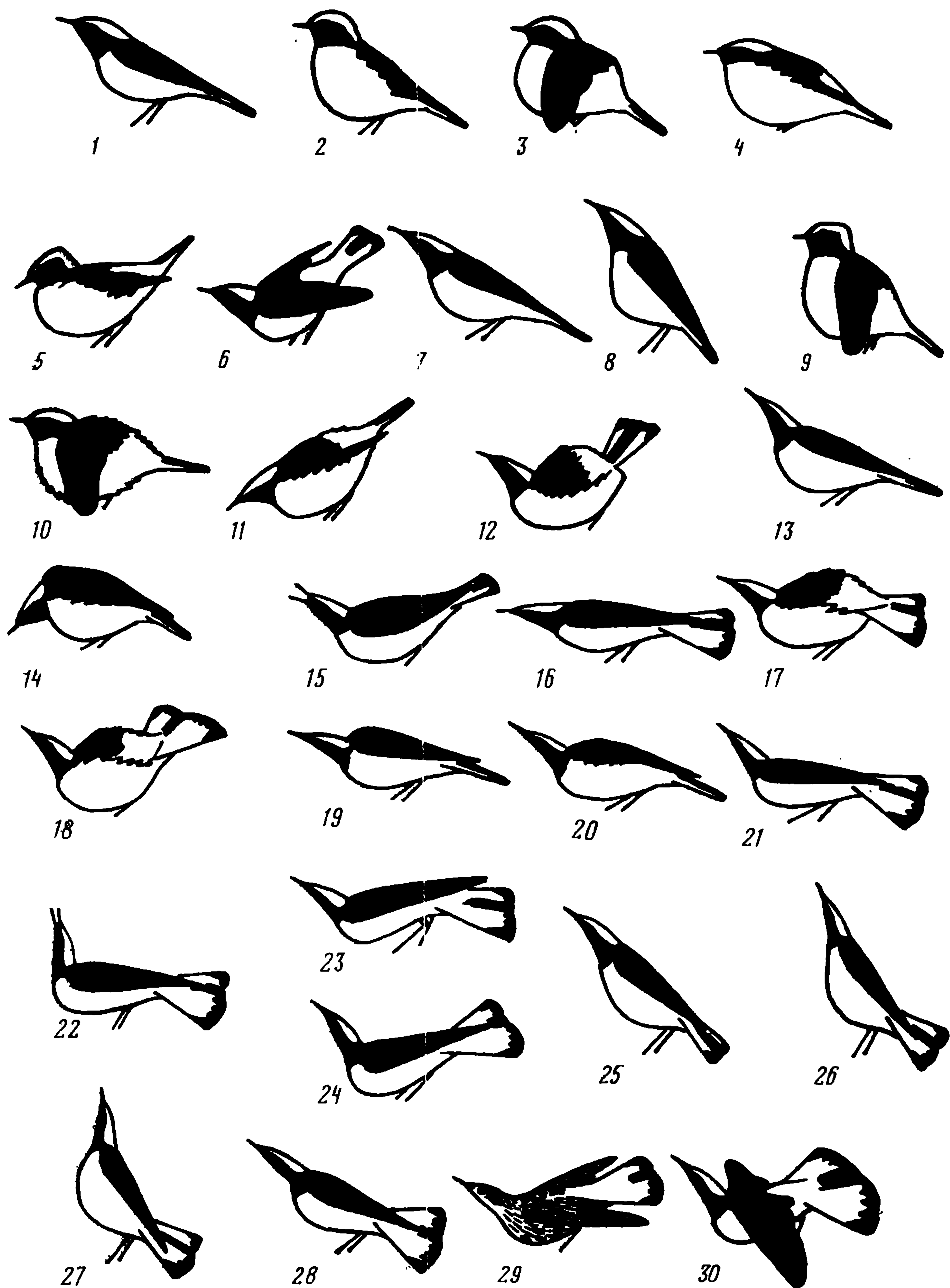


Рис. 20. Континуум поз, характерных для черных каменок (на примере формы capistrata)

Позы *5, 11, 12* и *18* характерны для взаимодействий при взаимном патрулировании территориальных границ; поза *14* — для периода консолидации пары; позы *3, 4, 9* и *10* — для первой фазы подготовки к копуляции; позы *29* (самка) и *30* (самец) непосредственно предшествуют акту копуляции; прочие позы, как и некоторые из перечисленных выше, наблюдаются у холостых самцов и в самых разных типах социальных взаимодействий (см. рис. 25, 27 и 28). Из: Панов, 1978

Все сказанное свидетельствует, что в рамках достаточно определенной принципиальной схемы социальных отношений слагающие их взаимодействия (обслуживаемые средствами сигнального поведения) подвержены весьма высокой временной и внутрипопуляционной изменчивости, что служит вполне реальным препятствием для получения однородных выборок, призванных служить материалом для сравнительно-этологического анализа. Эти трудности относительно легко преодолимы в тех случаях, когда искомые различия в структуре коммуникативных систем носят качественный характер, но вносят сложности при попытках оценить степень и значимость чисто количественных различий.

3.1.2Б. Структурный анализ сигнального поведения черных каменок

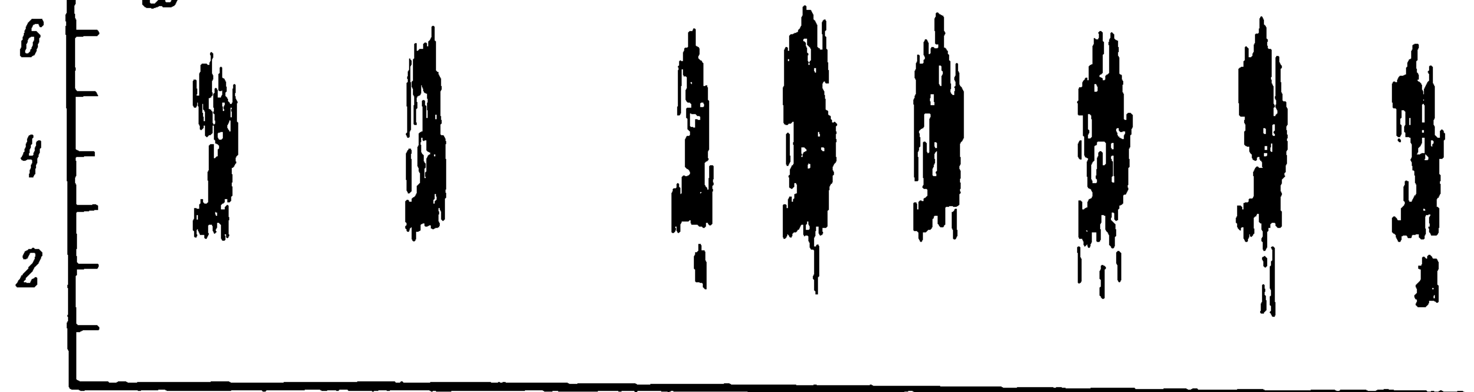
Материалы этого и двух следующих параграфов основаны на полевых наблюдениях общей длительностью около 400 ч, из которых 130 ч посвящены сбору данных по предкопуляционному поведению.

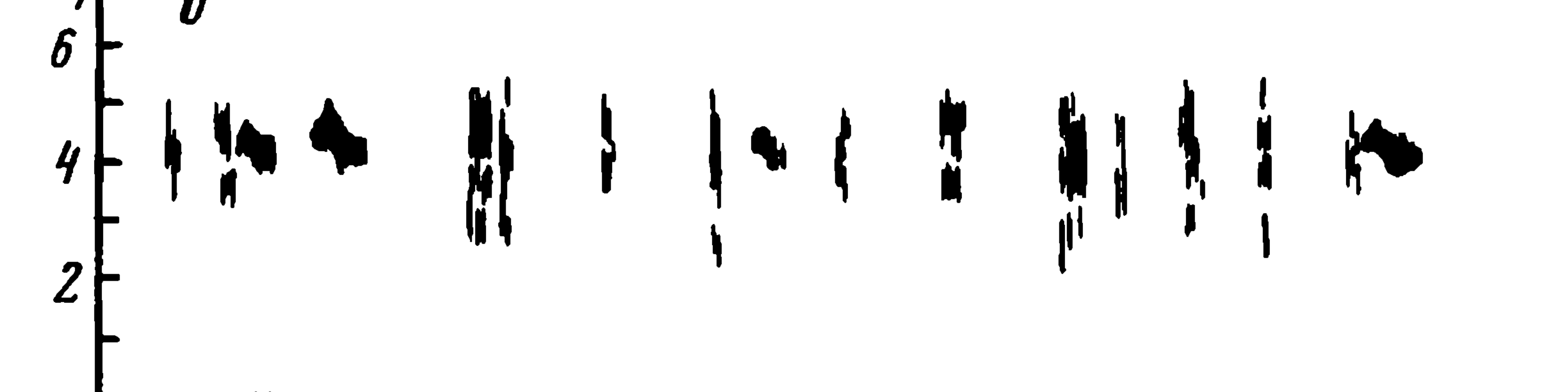
При описании сигнального поведения мы будем следовать предложенной ранее схеме (Панов, 1978), согласно которой любая сложная последовательность действий может быть представлена в виде комбинаций элементарных двигательных актов (ЭДА) нулевого уровня интеграции поведения. Различные сочетания ЭДА дают континуум поз (единицы первого уровня интеграции). Внутри этого континуума у черных каменок мы условно выделяем 30 поз (рис. 20).

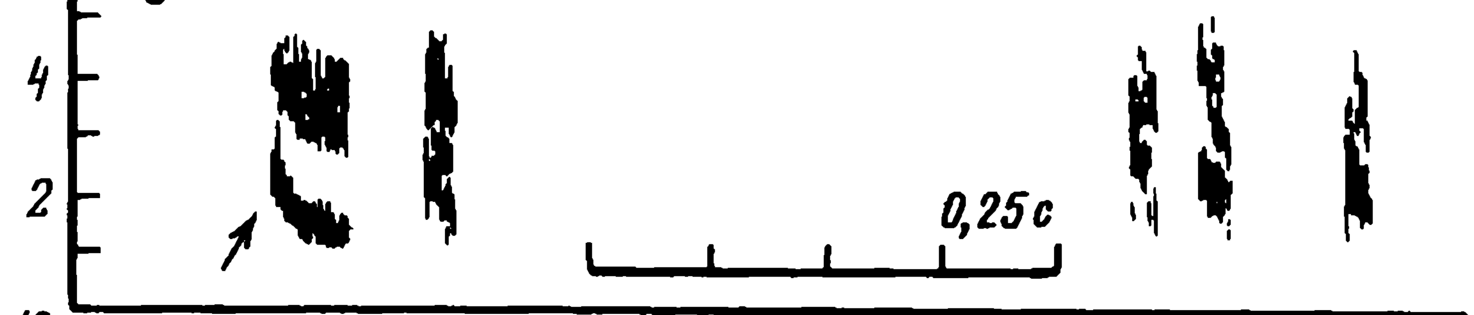
Единицы второго и третьего уровней интеграции сигнального поведения могут быть описаны набором поз и локомоций. В наземной локомоции, помимо повседневного способа передвижения (прыжки на обеих ногах), выделяются передвижения шагом и быстрый скользящий бег. Оба последних способа локомоции характерны для агонистических и половых взаимодействий. Среди способов воздушной локомоции сигнальной функцией могут обладать саморекламирующий полет свечой, короткий трепещущий полет и весьма своеобразный полет петлями (см. ниже и рис. 25, 28).

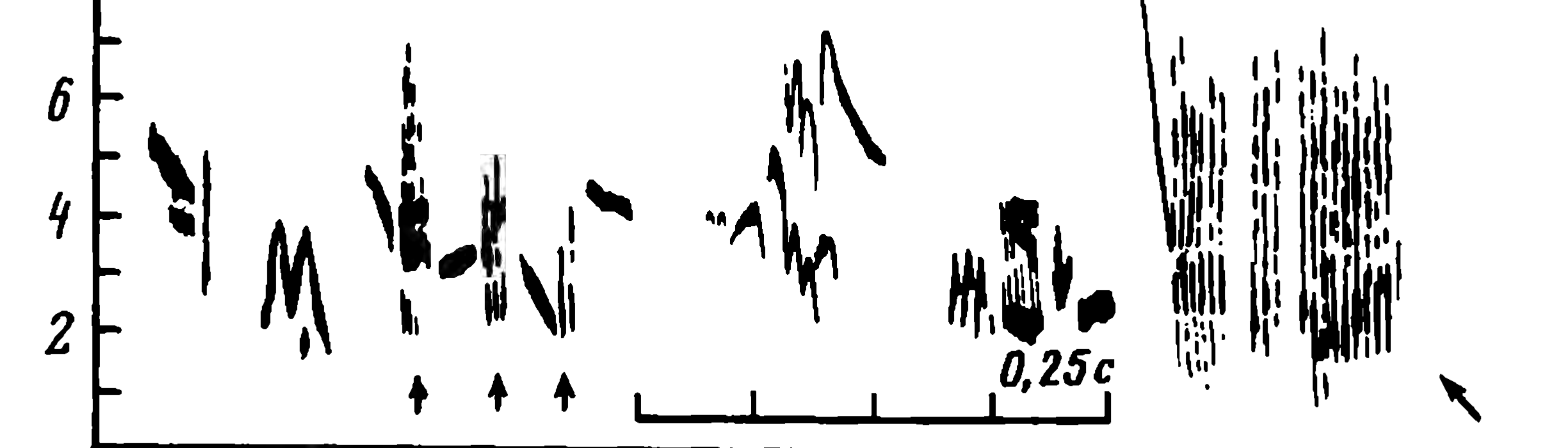
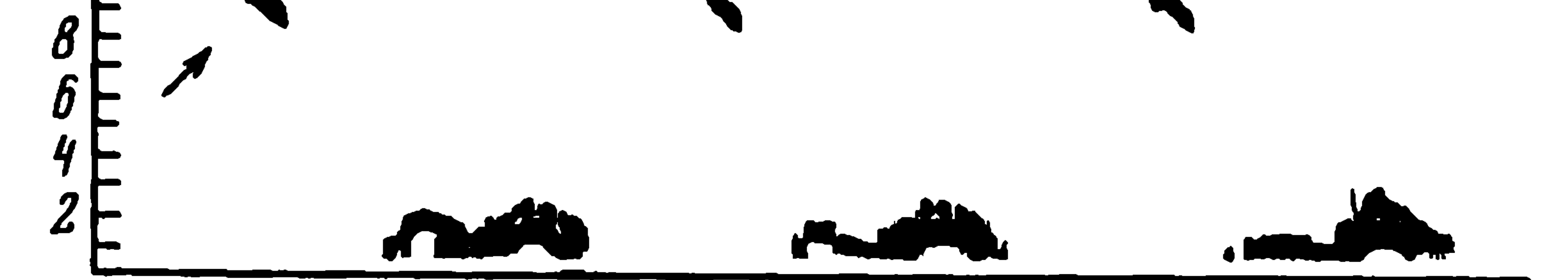
До сих пор речь шла о моторных компонентах сигнального поведения. Между тем практически любой его ансамбль включает в себя также акустическое сопровождение. Система вокальной сигнализации строится на сложной комбинаторике нескольких достаточно стереотипных элементов нулевого уровня и множества высоко индивидуализированных структур (нот). Мы выделяем 6 исходных стереотипных вокальных элементов, которые в составе гомо- или гетеротипических последовательностей выступают в качестве так называемых позывок (рис. 21). Часть из них зачастую оказывается наряду с нотами составными частями сложных вокальных конструкций (песен). Преимущественно из нот складывается лишь один тип песен — короткие извещающие (рис. 22, 23). Три других типа — удлиненная песня, подпесня и песня выкриками — включают в себя как разнообразные ноты, так и стереотипные элементы 1, 4, 5, 6 (рис. 24) — в виде одиночных посылок или гомотипических (редко — гетеротипических) серий.

Ряд сведений по организации сигнального поведения черных каменок в разных типах взаимодействий приведен в другой работе (Панов, 1978, с. 200—219).


кГц
а
6
4
2

б
6
4
2
0,25с

кГц
в
6
4
2

г
4
2
0,25с

кГц
д
6
4
2
0,25с

е
12
10
8
6
4
2
0,25 с

ж
8
6
4
2
0,25с

з
10
8
6
4
2
0,25 с

3.1.2В. Сходство и различия в организации основных типов взаимодействий у трех форм черных каменок

В качественном отношении наборы сигнальных поз и локомоций у всех трех форм можно считать идентичными. Вместе с тем мы не исключаем возможности существования количественных различий в частоте использования тех или иных акций[5]. Однако в силу соображений, изложенных в 3.1.2А (последний абзац), строгое обоснование этого предположения оказалось невозможным.

Аналогичные трудности возникли и при попытках сопоставления организации основных социальных взаимодействий у трех форм черных каменок. Здесь мы рассмотрим два типа взаимодействий, анализ которых необходим в плане обсуждения проблем этологической изоляции и гибридизации. Это взаимодействия: 1) сопровождающие формирования пар и 2) предшествующие копуляции. Как мы покажем ниже, неповторимый характер каждого взаимодействия исключает возможность выделить четко очерченные классы событий, которые можно было бы сравнивать друг с другом общепринятыми количественными методами.

Образование пар. Мы наблюдали 10 эпизодов образования пар у 7 самцов picata из чистых популяций этой формы и 13 — в смешанной популяции из ареала формы capistrata (8 — у 7 самцов capistrata, 3 — у трех самцов с «чистым» фенотипом opistholeuca и 2 — у двух гибридных самцов; все 13 самок соответствовали фенотипу 1с, т. е. относились, по всей видимости, к форме capistrata). Оказалось, что подавляющее большинство взаимодействий этого типа включает в себя: 1) демонстрации самца около ниш, щелей и т. д. с кратковременным уходом в такие пустоты; 2) сближения самки с самцом и 3) сближения самца с самкой. Позы и вокализация самцов во всех этих ситуациях весьма разнообразны. Кроме того, в некоторых взаимодействиях наблюдались: 4) погони самца за самкой; 5) полеты свечой; 6) полет петлями, проделываемый самцом около самки (рис. 25). События 3, 4 и 5 имели место как при взаимодействиях в парах picata — picata, так и в парах capistrata — capistrata.

Рис. 21. Базовые акустические сигналы черных каменок, используемых в качестве позывок (*а—е*) и в составе сложных песенных конструкций (*ж—з*)

а, б — гомотипические серии коротких щелчков (элементарный сигнал 1) при тревоге около гнезда у самок O. p. picata (Большой Балхан) и O. p. capistrata (юго-восточный Узбекистан); *в, г* — гетеротипические серии коротких щелчков (сигнал 1) и коротких свистов (элементарный сигнал 2) при тревоге у гнезда самца и самки O. p. picata (Красноводск) и самки capistrata × opistholeuca (Узбекистан); *д* — храпение (элементарный сигнал 3, показан стрелкой) в серии коротких щелчков (самец O. p. capistrata при тревоге у гнезда (Узбекистан); *е* — вокализация слетка при выпрашивании корма у родителей (дребезжание, элементарный сигнал 6; O. p. picata, Красноводск); *ж* — короткие щелчки (показаны вертикальными стрелками) и трещание (элементарный сигнал 5, показан косой стрелкой) в удлиненной песне самки O. p. capistrata при ее нападении на чучело самки в момент формирования пары (Узбекистан); *з* — циканье (элементарный сигнал 4, показан стрелкой) в песне выкриками самца picata×capistrata (Узбекистан)

[5] Например, намечается тенденция к более частому использованию самцами opistholeuca (по сравнению с самцами двух других форм) ЭДА «приподнимание хвоста выше горизонтали» при посадках после полета свечой и в последовательностях предсовокупительного поведения; к большей склонности самцов picata прибегать к реакции «лежания на земле» во время патрулирования границ своей территории в присутствии соседа, и т. д.

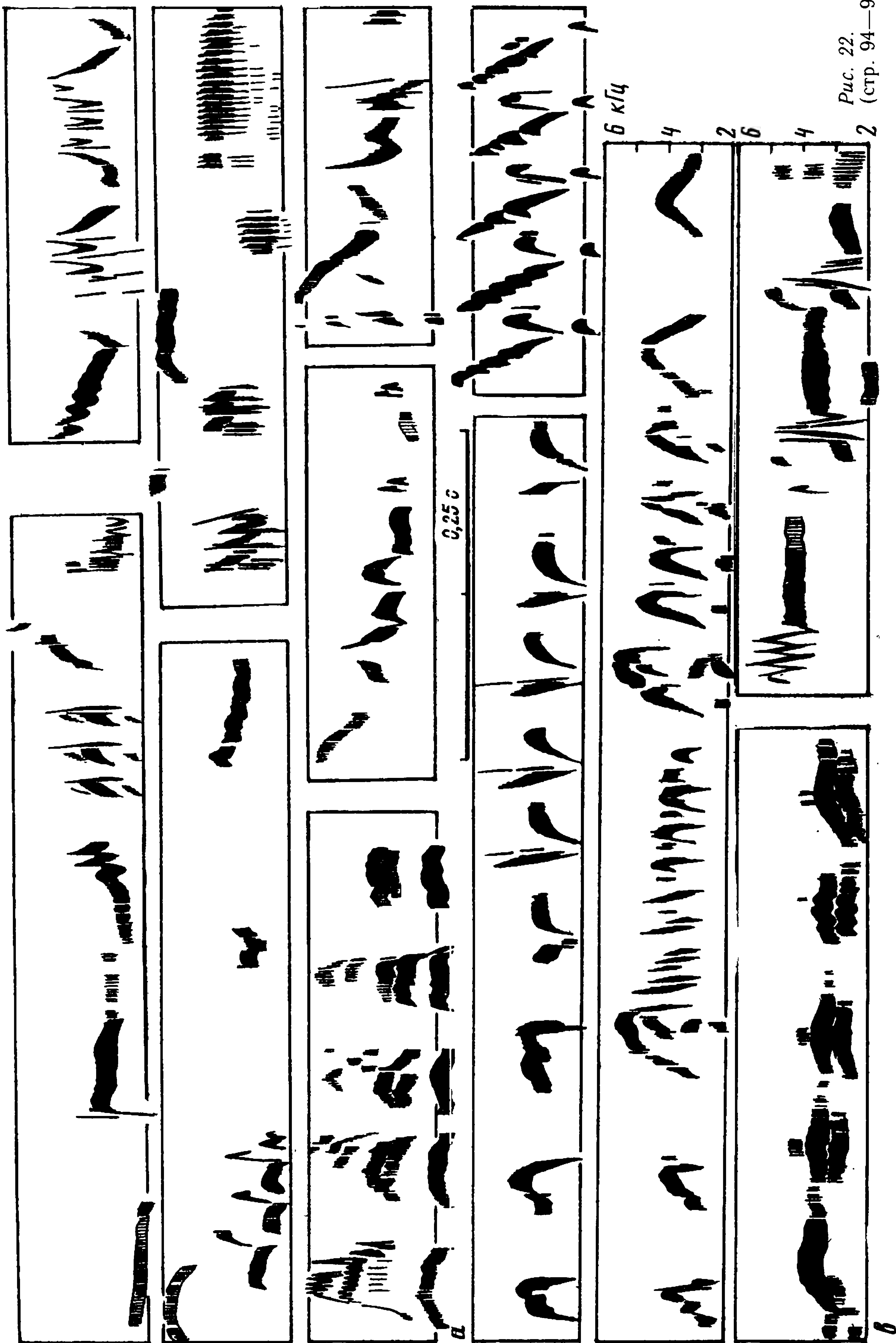
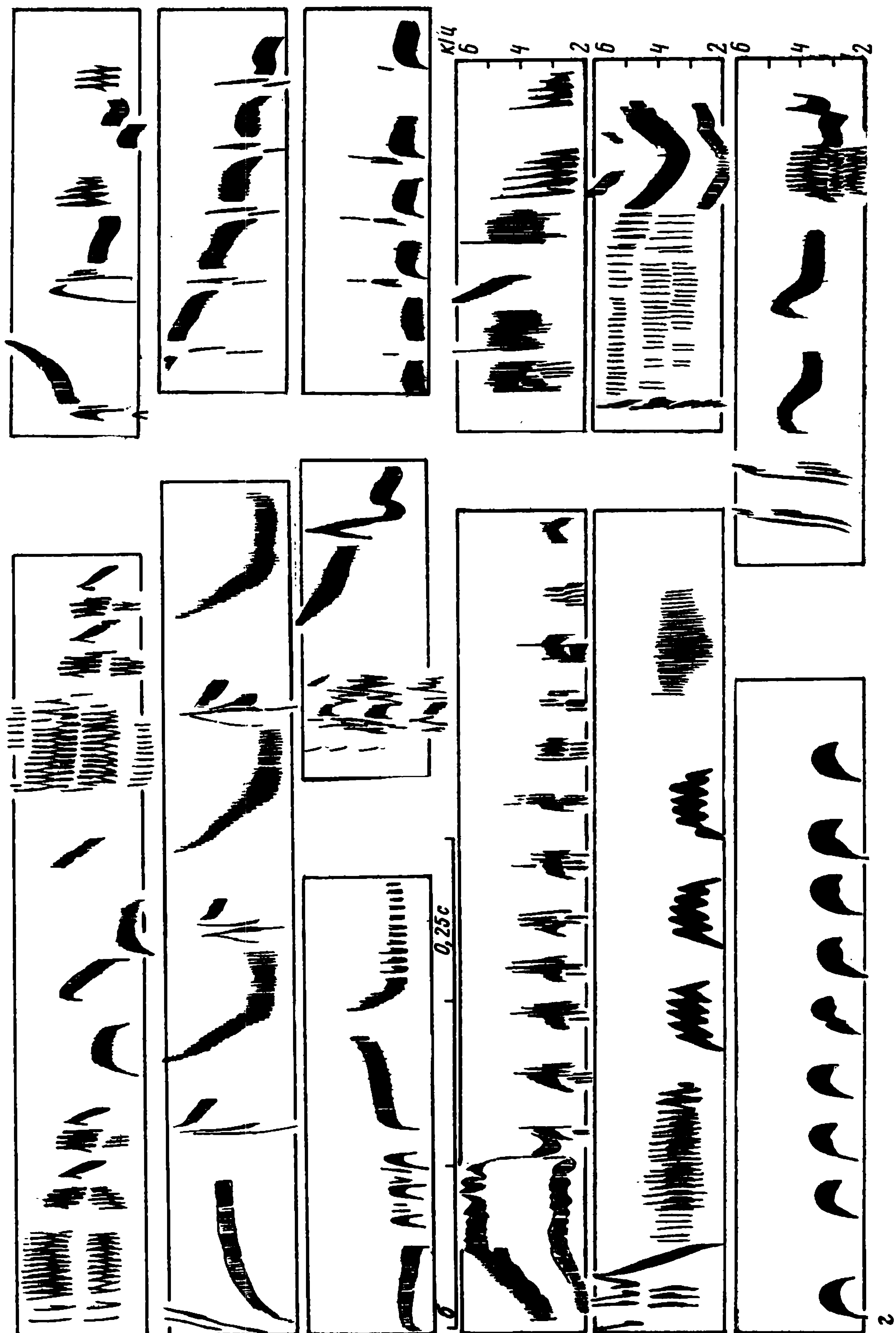
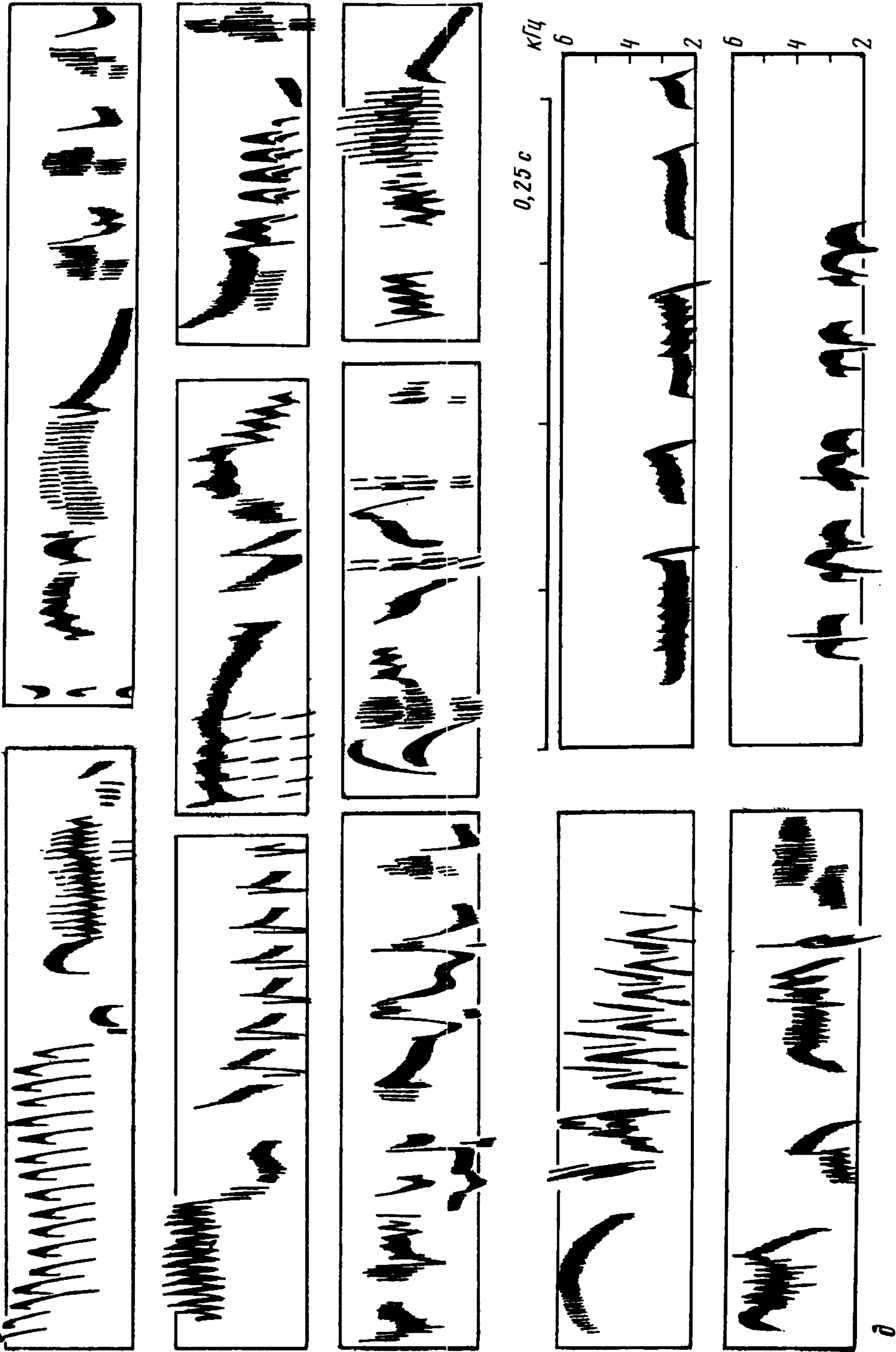
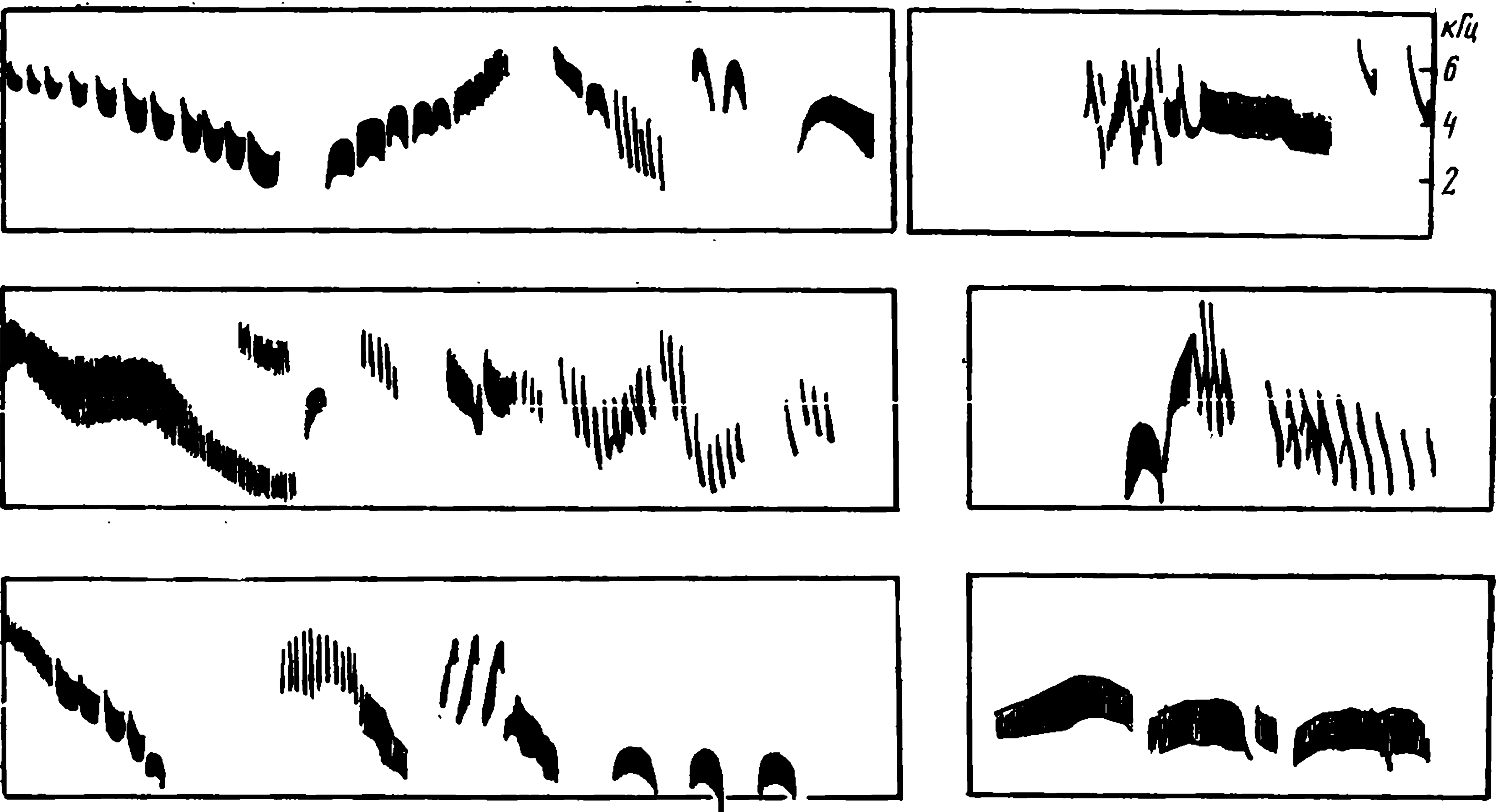


Рис. 22. (стр. 94—97)


кГц
6
4
2
0,25 с
0
г


кГц
6
4
2
0,25 с
6
4
2
д



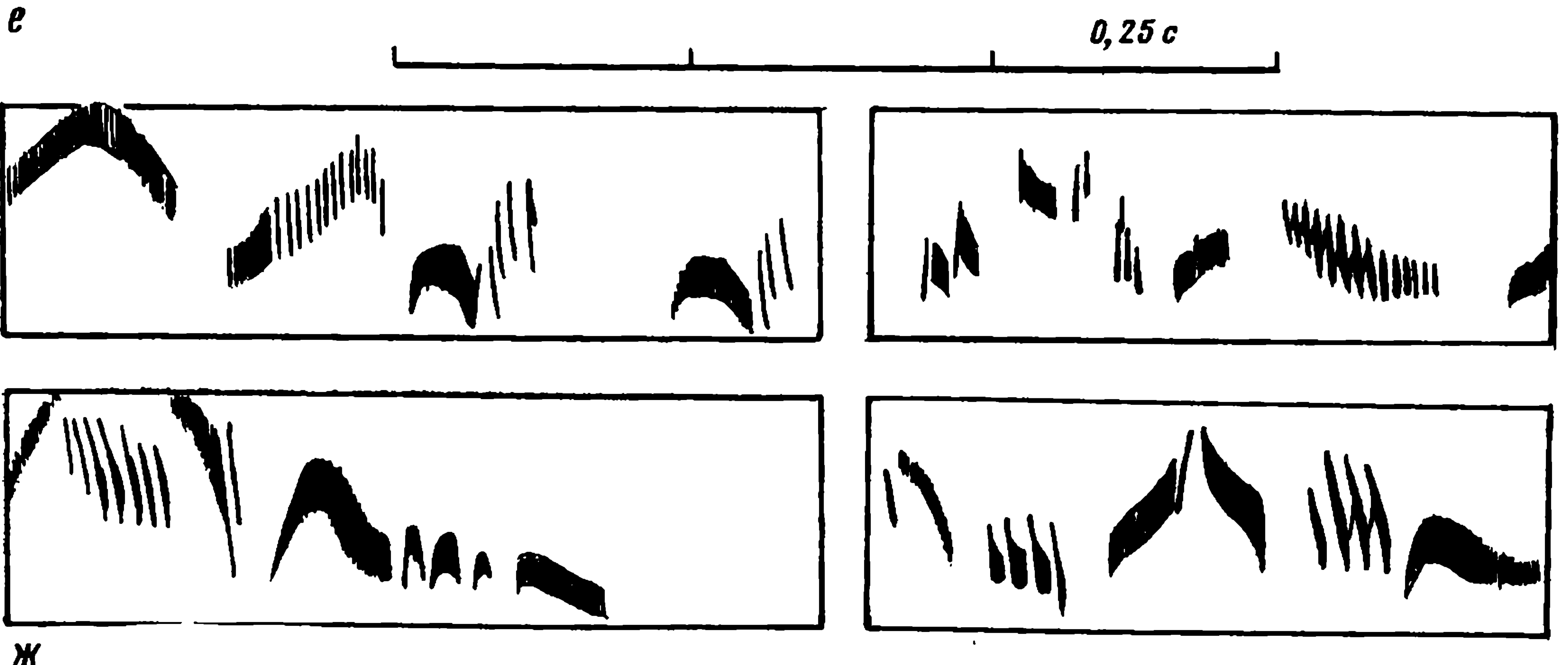


Рис. 22. (окончание)

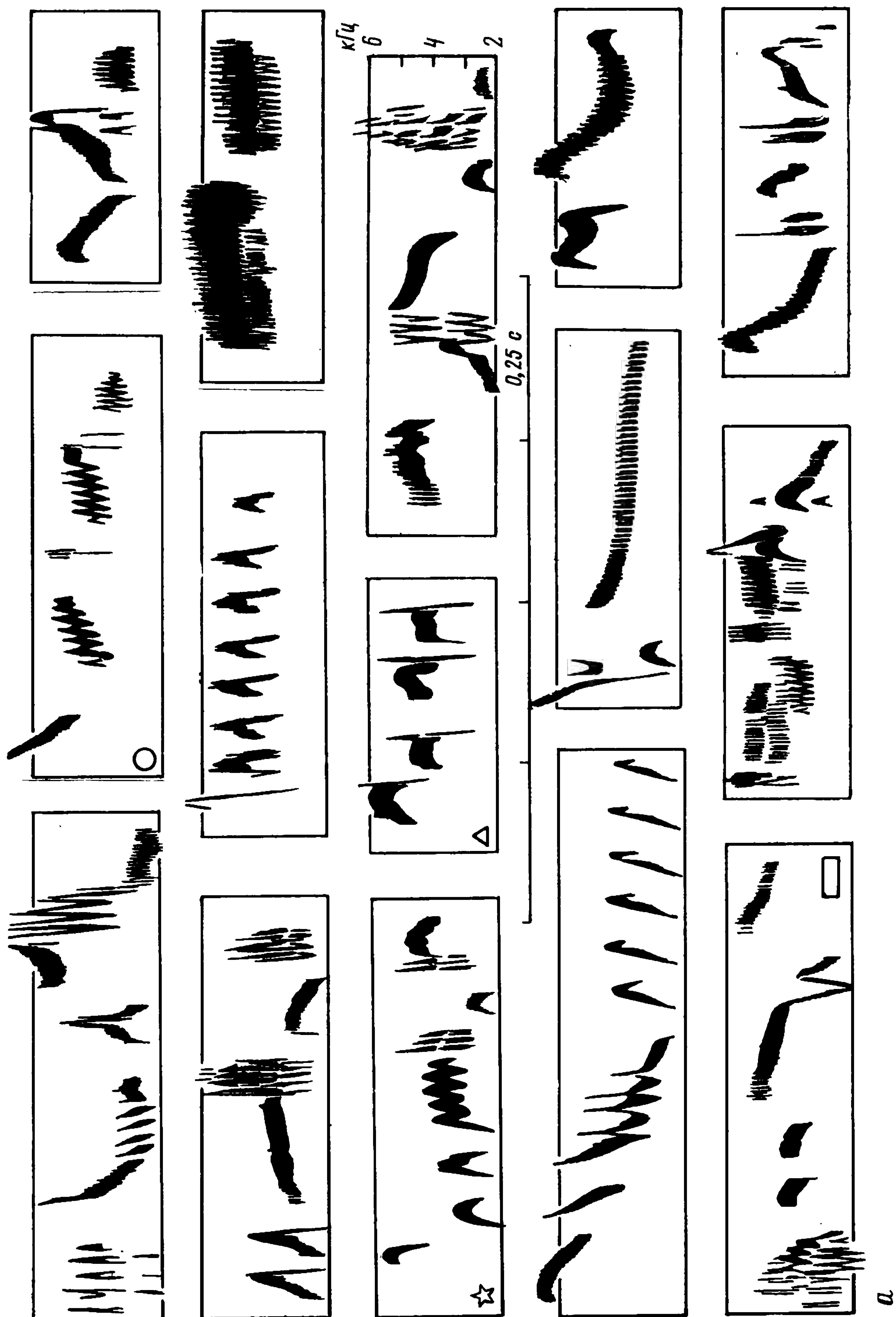
Рис. 22. Короткие извещающие песни трех форм черных каменок

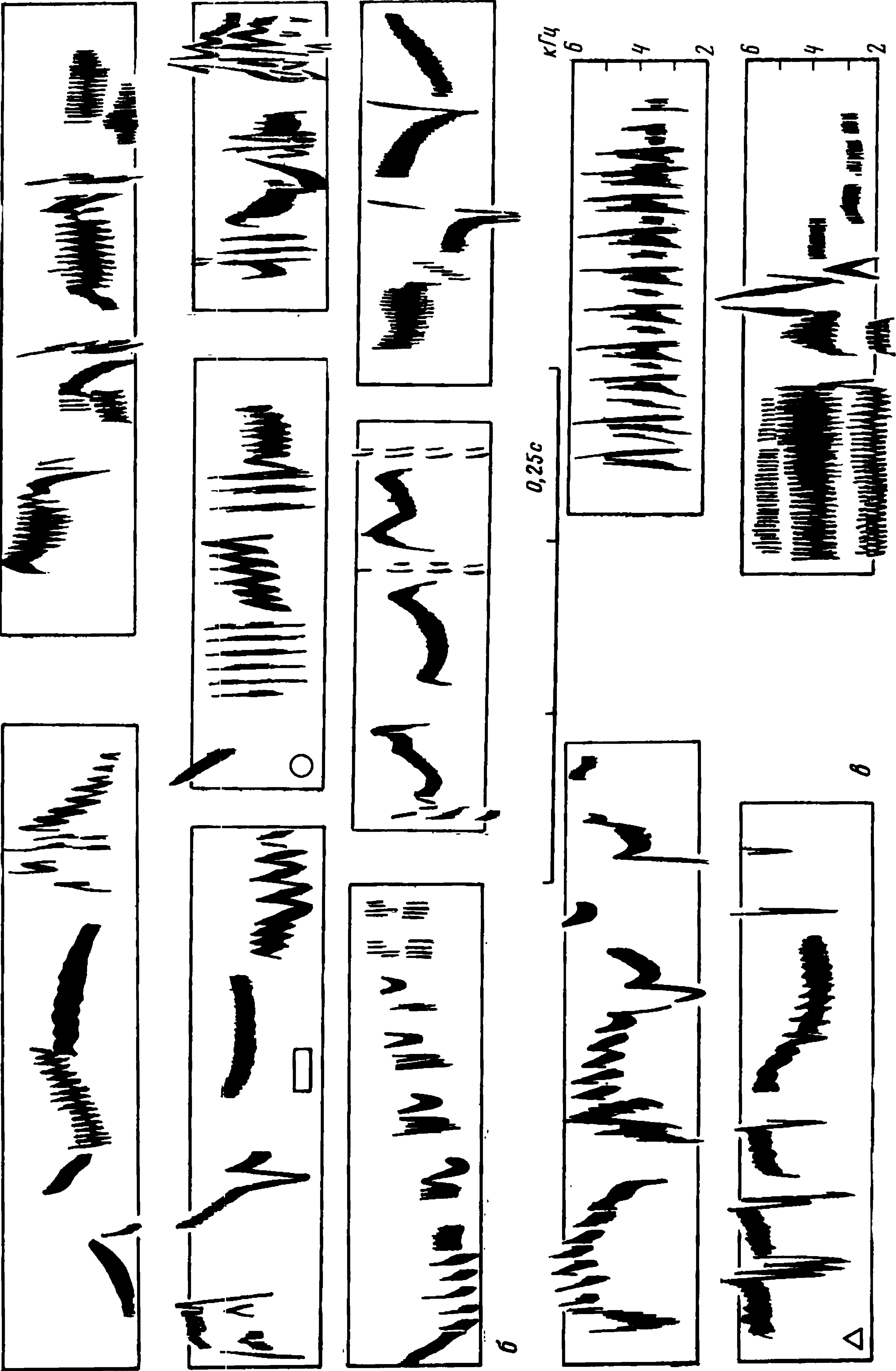
а—г — некоторые варианты песен в репертуарах 4 самцов O. p. picata из автохтонного ареала этой формы (центральный Копетдаг); *д* — часть репертуара самца O. p. capistrata (юго-восточный Узбекистан); *е—ж* — некоторые варианты песен в репертуарах двух самцов O. p. opistholeuca из автохтонного ареала этой формы (Бадахшан).

→

Рис. 23. Короткие извещающие песни самца picata (*а*) и двух самцов capistrata (*б, в*) из смешанной популяции 6 (юго-восточный Узбекистан)

Одинаковыми символами показаны песни со сходной структурой. Звездочкой обозначен вариант, который оказался одним из наиболее употребительных напевов не только у данного самца picata, но и у занимающих соседние территории самцов с фенотипами capistrata и opistholeuca (последний имел признаки гибридного происхождения). В этом регионе некоторые самцы picata имеют репертуары песен, вполне характерных для аллопатрических участков ареала этой формы


кГц
6
4
2
0,25 с
а


кГц
6
4
2
6
4
2
0,25с
б
в

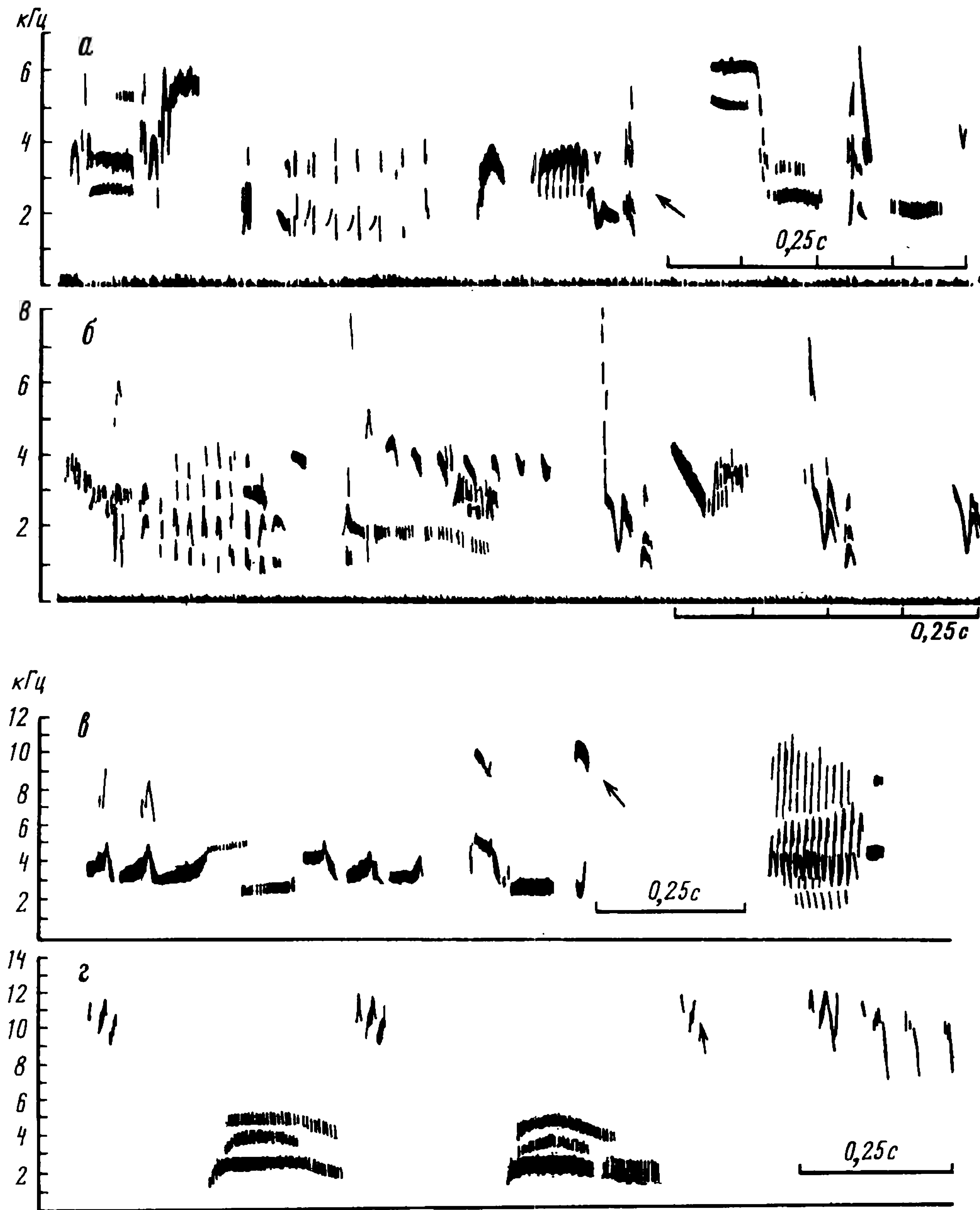


Рис. 24. Сложные вокальные конструкции (типы песен 2, 3 и 4) у черных каменок

а — фрагмент удлиненной песни самца O. p. capistrata при его нападении на клетку с самцом того же фенотипа (юго-восточный Узбекистан); *б, в* — два фрагмента из подпесни одного и того же самца с фенотипом picata (тот же регион); *г* — фрагмент песни выкриками самца capistrata × opistholeuca (тот же регион).

Позиции *в* и *г* отображены в режиме, позволяющем показать высокочастотные компоненты песен (сигнал типа 4 — «циканье», обозначенный стрелками)

Даже в тех взаимодействиях, которые были идентичны по наборам перечисленных классов событий, характер временного следования последних (как и общая схема организации взаимодействий) во всех случаях был различным. Более того, наблюдения за одним и тем же самцом при его попытках образования пары с разными самками показывают, что от случая к случаю меняется не только общая схема временной организации поведения, но и набор характерных событий. Так, три взаимодействия этого типа с участием одного и того же самца picata различались следующим образом: взаимодействие I — события 3, 4, 5; взаимодействие II — события 2, 4, 5; взаимодействие III — события 1, 2, 3, 5, 6. Заметим, что ни одно из этих взаимодействий не привело к окончательному образованию пары.

Поскольку, на наш взгляд, выведение каких-либо «средних» показателей при описанном положении вещей лишено смысла, можно лишь наметить некоторые тенденции. Создается впечатление, что для самцов формы capistrata более, чем для самцов picata, характерна повышенная двигательная активность при первом появлении самки на их территориях. Это выражается в более продолжительных сериях наземной локомоции (скользящий бег) и в большей частоте погонь за самкой — нехарактерных, в общем для самцов picata.

Более явные и постоянные различия обнаруживаются в поведении самок. Ни в одном эпизоде образования пар у picata не отмечено пения самок и их открытой агрессивности по отношению к самцам. Вместе с тем в популяции из ареала capistrata самки пели (подчас неоднократно) в 9 из 13 эпизодов образования пар, и в 5 эпизодах самки активно нападали на самцов (всего 9 случаев). Нападающая самка пытается ударить самца в голову, и трижды эти попытки были реализованы, причем один раз нападение самки завершилось короткой дракой между партнерами.

Эти особенности поведения самок capistrata могут свидетельствовать о более низком пороге агрессивных реакций у данной формы, подтверждением чему служат и некоторые особенности ее территориального поведения. В частности, в случае конкуренции двух самок из-за одной и той же территории они вступают в жесткие конфликты, демонстрируя при этом все особенности территориального поведения самцов (как в сфере моторики, так и ее акустического сопровождения — рис. 21, *ж*). В такого рода маскулинизированных реакциях самок capistrata, не отмечавшихся у других форм черной каменки, проявляется ее сходство с черношейной каменкой O. finschii, с самками которой самки capistrata чрезвычайно сходны и по окраске (см. ниже, 4.1).

Предкопуляционное поведение и копуляция. У всех трех форм копуляция происходит в укрытиях (пустоты у подножия или в вертикальных поверхностях скал и обрывов[6]. Взаимодействие этого типа распадается на две фазы. Первый этап — это подготовка партнеров к встрече, когда они длительное время (до часа и более) остаются в непосредственных окрестностях места свидания, не вступая в непосредственные контакты, но контролируя присутствие и перемещения друг друга. Второй этап —

[6] Изредка копуляция происходит на открытом месте. По всей видимости, это возможно лишь к концу периода спариваний в цикле данной пары, когда уровень сексуальной мотивации максимален, а сама копуляция стала достаточно привычным актом, не требующим длительной взаимной настройки партнеров.



Рис. 25. Идеализированная схема поведения при образовании пары (на примере формы picata)

Самка появляется на территории самца (слева вверху); самец демонстрирует около пустот скальной стенки (справа вверху). Самка прилетает к самцу, который вслед за этим совершает саморекламирующий полет свечой и в демонстративной позе 26 (см. рис. 20) садится к переместившейся самке. Следует погоня, самка садится, самец проделывает вокруг нее «полет петлями»

демонстрации самца непосредственно в убежище, куда к нему прилетает самка и где сразу же происходит спаривание.

Поведение партнеров на первом этапе, характеризуясь в целом рядом специфических особенностей (таких, как длительные периоды инактивности, обилие смещенных действий и элементов из репертуара комфортного поведения — рис. 26, 27), в деталях своей временно́й организации

весьма изменчиво. На втором этапе (рис. 28), требующем высокой согласованности действий самца и самки, оно гораздо более стереотипно, но все же не подчиняется абсолютно жесткой схеме. Как и при образовании пар, поведение одного и того же самца высоко изменчиво в плане репертуара сигнальных реакций (особенно акустических — см. 3.1.2Г) и по характеру временной организации (Панов, 1978, с. 209—210).

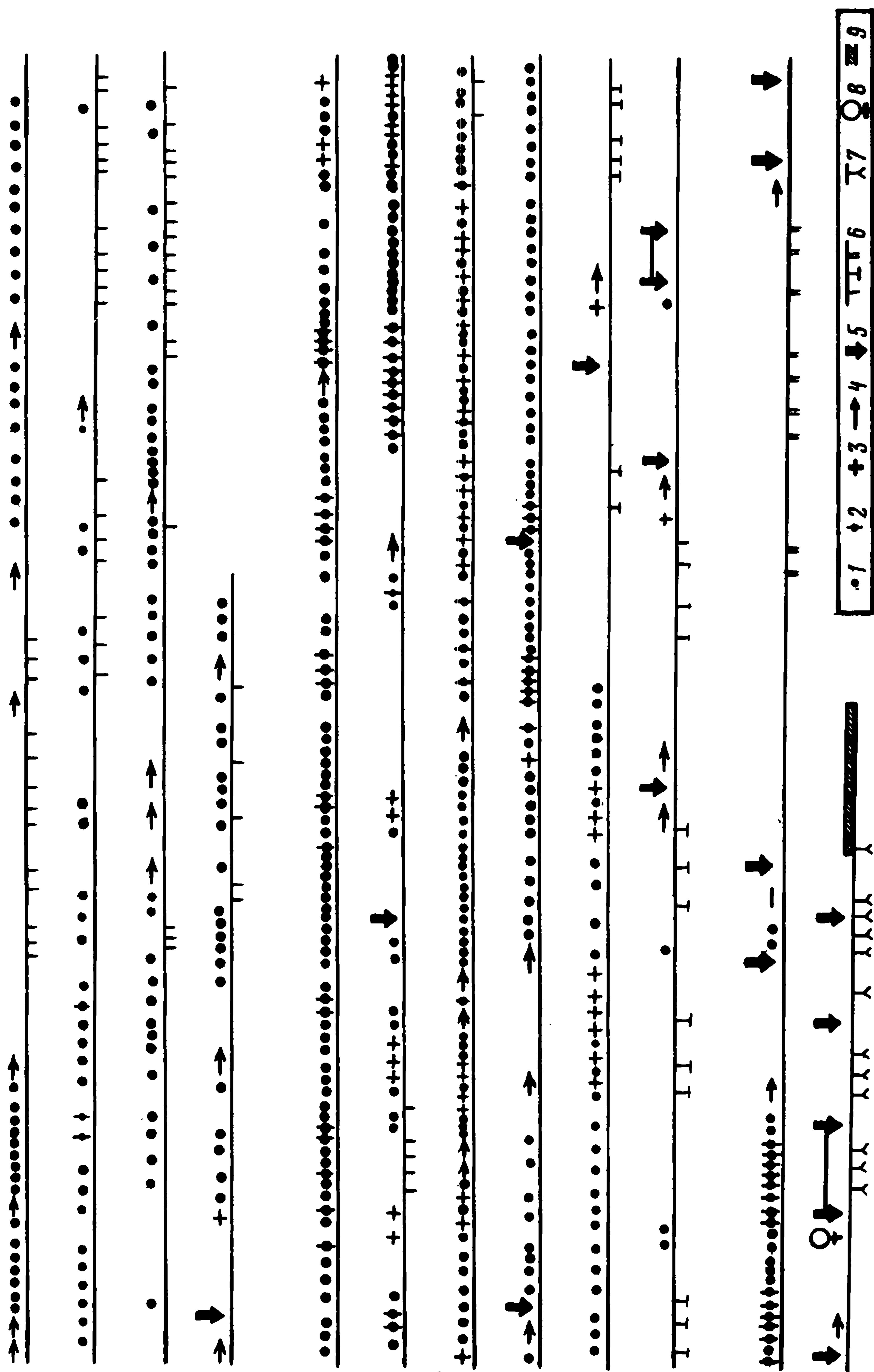
Поэтому, как правило, трудно сказать, проистекают ли различия, выявленные при наблюдениях за парами разных форм черной каменки, из их неодинаковой генетической конституции или же являются проявлением индивидуальной изменчивости — равно как тех гормональных и мотивационных сдвигов, которые определяют изменения в поведении данной особи по ходу репродуктивного цикла. В большинстве случаев приходится склониться ко второму решению.

Вместе с тем нельзя не отметить определенных черт своеобразия в поведении разных форм, даже если такие черты проявляются лишь в форме тенденций, а не абсолютного правила. У формы capistrata эти тенденции выражаются в том, что поведение самца более автономно от влияний со стороны самки: переход от «хаотического» подготовительного поведения к демонстрациям в убежище часто происходит в отсутствие самки, а последняя в зависимости от своего состояния или посещает, или не посещает демонстрирующего самца. У формы picata (и, вероятно, opistholeuca, по которым имеется меньше данных) самец в большей степени ориентирован на присутствие самки на первом, подготовительном, этапе и переходит к демонстрациям в нише в основном лишь тогда, когда самка оказывается в непосредственной близости. Иными словами, у формы capistrata поведение самца более ригидно, а у picata — более «оппортунистично». В соответствии с этим самец capistrata имеет одну или несколько определенных ниш для демонстраций, местоположение которых хорошо известно самке. Для picata такие постоянные места свиданий нехарактерны: самец, готовый к спариванию, подолгу сопровождает самку, держась на значительном расстоянии от нее, а в момент ее приближения залетает в ближайшее углубление в скале или просто под нависающий камень. Если самка готова принять самца, она следует за ним в данное убежище, и здесь происходит копуляция.

В соответствии со сказанным находятся некоторые различия в физической структуре мест свиданий и, вероятно, во взаимосвязанных с этим деталях демонстративного поведения самцов. У capistrata убежища для копуляции обычно представляют собой обширные ниши с ровным полом, по которому демонстрирующий самец раз за разом совершает длительные пробежки скользящим шагом (рис. 27). Самцы picata часто демонстрируют на почти открытых со всех сторон площадках на выступе скалы или около узких щелей, т. е. какие-либо специальные требования в выборе мест для демонстраций у них отсутствуют. Длительные пробежки, наблюдаемые у самца capistrata, когда он периодически выбегает на край своей обширной ниши и убегает в глубь нее, для самцов picata кажутся менее характерными. В популяции Бадахшана самцы opistholeuca, поджидающие самок в местах свиданий, чаще перелетают, а не перебегают по скальной стенке и в ее углублениях. Копуляция, как у picata, может у них иметь место в очень небольших пустотах [7].

---

[7] У двух самцов с обликом гибридов (capistrata × opistholeuca, capistrata × picata) из смешанной популяции Ширабада поведение при копуляции было типичным для формы capistrata.



При оценке весомости этих различий полезно иметь некий масштаб. Им может служить близкий к черным каменкам вид O. finschii,у которого копуляции по общему типу организации чрезвычайно сходны с аналогичными взаимодействиями у формы capistrata (существенные различия обнаруживаются лишь вокальном сопровождении демонстраций). Иными словами, заведомо не следует ожидать значительного несходства в структуре этих взаимодействий у трех форм черных каменок, которые по сумме своих признаков в целом отвечают подвидовому уровню дивергенции.

3.1.2Г. Сходство и различия в вокализации трех форм черных каменок

При сопоставлении наборов исходных «базовых» элементов вокализации определенные различия выявляются лишь в физической структуре коротких щелчков (сигнал 1), которые у формы picata характеризуются большей (в среднем) длительностью и сдвинуты в более высокочастотные зоны спектра, чем у формы capistrata (рис. 21, *а—г*). Если говорить о характере использования базовых компонентов, то у формы capistrata звуки типа 5 могут входить важной составной частью в удлиненную песню самок при их территориальных конфликтах (рис. 20, *ж*), чего мы не наблюдали у других форм, самки которых вообще поют редко.

Обсуждение вопроса о сходстве и различиях в репертуарах коротких извещающих песен затруднено их высокой индивидуальной (рис. 22) и временно́й (рис. 29, табл. 8) изменчивостью. По существу, каждый самец имеет собственный набор песенных вариантов, число которых у разных особей колеблется от 19 (opistholeuca из Бадахшана) до 260 (picata из Бадхыза, см.: Костина, Панов, 1981). В этой работе показано также отсутствие ярко выраженных диалектов видоспецифических песен, хотя некое подобие диалектов формируется на базе имитативных сигналов (см. ниже).

Хотя у всех трех форм короткие песни обладают принципиально сходной структурой (что хорошо видно при сопоставлении по этому признаку черных каменок с максимально близким им видом O. finschii — см. 4.1.1В), на уровне тенденций прослеживаются и некоторые различия (рис. 22). Наиболее сильно от общего типа уклоняются песни формы opistholeuca из ее автохтонного ареала. Эти песни минимальны по продолжительности и содержат в себе значительное число амплитудно модулированных нот. По этому последнему признаку они сходны с песнями формы picata, которые, однако, характеризуются максимальной (в среднем) длительностью и присутствием большого числа нот с обертонами. Для песен формы capistrata наиболее характерны элементы с резко выраженной частотной модуляцией (типа вибрато) и укороченные паузы между структурными элементами песни. Целый ряд различий в характере организации песенных рядов показан в другой работе (Костина, Панов, 1981). Следует подчеркнуть, что все эти особенности структуры и органи-

Рис. 26. Хронометраж поведения самца picata на протяжении 1 ч перед копуляцией. Даны три фрагмента длительностью 9, 15 и 4 мин

1 — подергивание крыльями в стороны; *2* — отведение крыльев в стороны с задерживанием их в отведенном положении; *3* — акты комфортной активности (смещенная чистка оперения); *4* — перелеты; *5* — демонстрация поз 16, 21—27; *6* — три типа коротких песен; *7* — высокочастотные вокальные сигналы типа 4 («циканье» — рис. 21, *з*); *8* — момент появления самки неподалеку от демонстрирующего самца; *9* — полеты самца петлями и садка

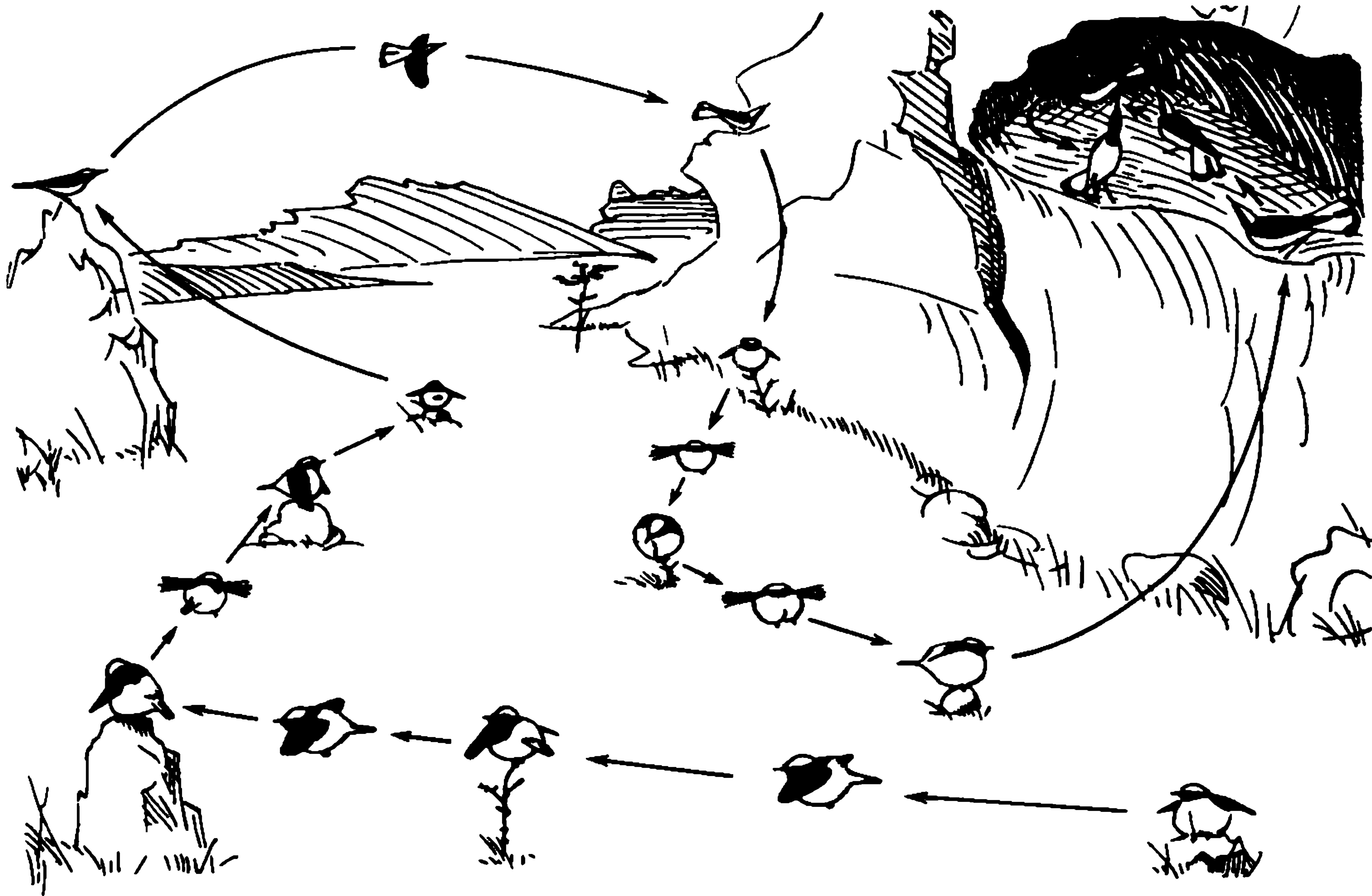


Рис. 27. Схема предкопуляционного поведения самца (на примере формы capistrata)

Акты отведения крыльев и смещенных чисток чередуются с перелетами на небольшие расстояния с помощью трепещущего полета. Изредка наблюдается саморекламирующий полет свечой (слева вверху). Затем самец летит в предсовокупительную нишу (справа вверху) и демонстрирует там позы типа 21—27 (см. рис. 20)

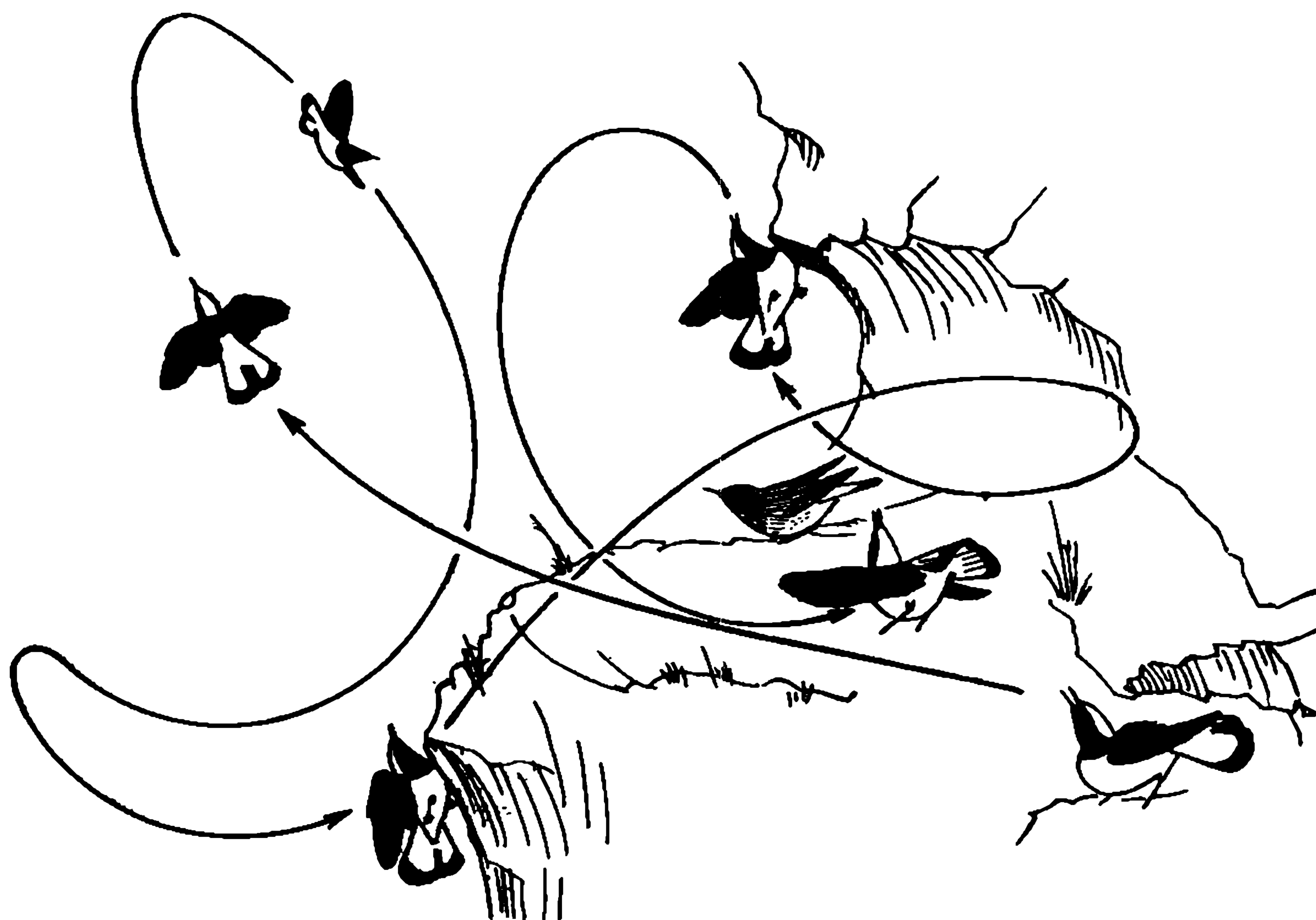


Рис. 28. Поведение черных каменок, непосредственно предшествующее акту копуляции (форма capistrata)

К самцу, демонстрирующему в нише (внизу справа), прилетает самка. Самец совершает полет петлями с мягкими ударами грудью о скальную стенку и об потолок ниши; затем он садится к самке, принимая предсовокупительную позу 30. Непосредственно перед садкой оба партнера трепещут крыльями. Трепетание крыльями у самца служит как бы продолжением тех же действий во время предшествующего полета петлями (см. также: Panow, 1974, Abb. 36m и Abb. 40)

Таблица 8

Степень сходства фонограмм, полученных в разное время от одного и того же самца picata (Бадхыз, 1976 г.). Из: Костина, Панов, 1981

Дата получения фонограмм	Всего вариантов песен	Число вариантов, общих с другими фонограммами	Всего песен	Число песен, общих с другими фонограммами
30.III	63 *	32(50,8) **	537	470(87,5)
31.III	73	23(31,5)	268	131(48,9)
1.IV	18	12(66,7)	38	29(76,3)
1.IV	49	29(59,2)	170	134(78,8)
7.IV	44	24(54,5)	147	111(75,5)
8.IV	18	6(33,3)	38	17(44,7)
8.IV	30	9(30,0)	148	73(49,3)
30.IV	77	28(36,4)	354	201(56,8)

* В репертуаре этого самца зафиксировано в общей сложности 264 варианта песен. При попарном сопоставлении фонограмм в них подчас вообще не обнаруживается общих вариантов (один случай) или же число последних минимально (1—5: 11 случаев из 28).

** В скобках — процент.

Таблица 9

Имитации голосов других видов животных у черных каменок одной локальной популяции (Узбекистан, долина р. Ширабад)

Имитируемый вид	Число имитаций, встреченных у различных особей											
	capistrata (8 самцов)								picata (3 самца)			Гибрид
А												
Rana sp.	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	3	7
Milvus migrans	—	—	—	3	—	—	—	—	—	—	—	—
Coturnix coturnix	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	2	—
Charadrius dubius	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	8	8
Tringa nebularia	1	—	—	—	4	—	1	—	—	—	—	—
Pterocles orientalis	—	—	—	—	—	—	—	1	—	—	—	—
Athene noctua	—	—	—	5	—	—	1	—	—	2	3	1
Caprimulgus eurapaeus	9	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	1
Merops apiaster	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	11
Upupa epops	—	—	—	16	1	—	—	—	—	—	—	—
Galerida cristata	1	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	6
Oriolus oriolus	—	—	—	4	—	—	—	—	—	—	—	—
Pyrrhocorax pyrrhocorax	—	—	—	—	1	—	—	—	—	—	—	—
Parus major	—	2	1	—	—	—	2	—	—	—	—	—
Turdus ruficollis	2	—	—	—	—	1	—	—	—	—	—	9
Б												
Hirundo rustica	—	—	—	—	2	—	—	—	—	—	5	—
Anthus sp.	—	—	—	—	—	—	—	—	1	—	—	—
Acridotheres tristis	—	—	—	—	—	—	—	—	1	—	—	—
Carduelis carduelis	—	—	—	—	—	1	—	—	2	12	2	7
Cannabina cannabina	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	1	4
Всего песен	49	59	8	104	18	38	116	94	88	102	156	107
Из них явных имитаций	13	2	1	28	8	2	4	1	4	14	22	66

Имитации: А — относительно простых по структуре сигналов, Б — сложных сигналов.

зации песенного поведения выявляются лишь при сопоставлении вокализации самцов из аллопатрических популяций данных форм. В зонах контакта самцы разных фенотипов зачастую обладают весьма сходными репертуарами песен (рис. 23).

О том, что в формировании песен черных каменок огромную роль играют обучение и традиции, свидетельствует богатство используемых ими имитаций (табл. 9). В этом отношении особенно выделяются самцы picata, у которых отмечены имитации 31 вида птиц, в том числе 18 видов из 11 семейств Воробьинообразных (рис. 30). У самцов opistholeuca из Бадахшана отмечены имитации всего лишь 9 видов (в основном Воробьинообразных), однако все без исключения самцы более или менее точно имитируют позывку синей птицы Myophonus caeruleus. Эта диалектная черта данной популяции может служить хорошим маркером выходцев из нее. В популяции Бадахшана мы наблюдали только

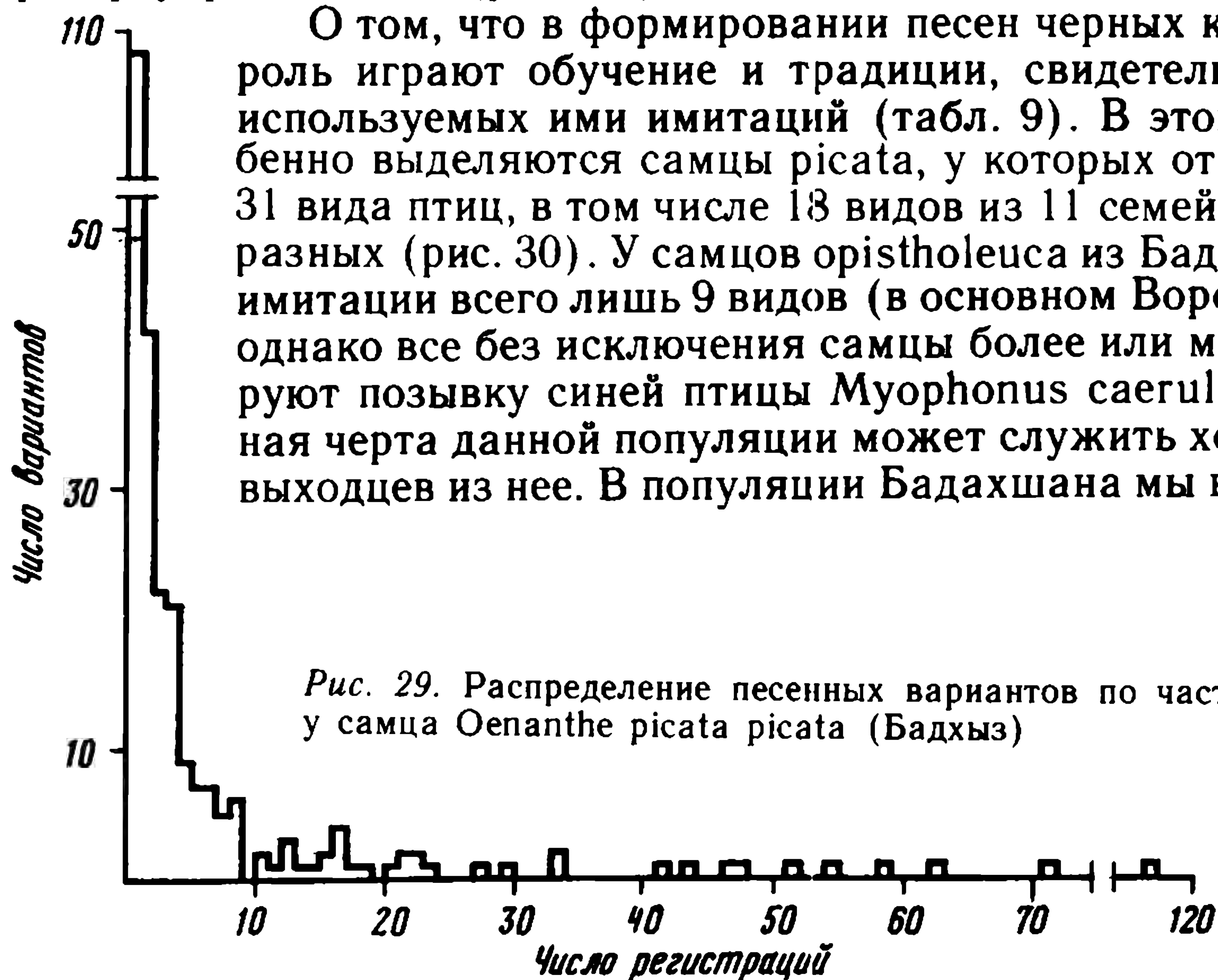


Рис. 29. Распределение песенных вариантов по частоте встречаемости у самца Oenanthe picata picata (Бадхыз)

одного самца, лишенного такого напева. Он имел фенотип picata×capistrata и, таким образом, несомненно был пришельцем из более западных районов.

Поскольку три других типа (удлиненная песня, подпесня и песня выкриками) обладают гораздо более сложной и подвижной структурой, чем короткие извещающие песни, их сопоставление на уровне разных

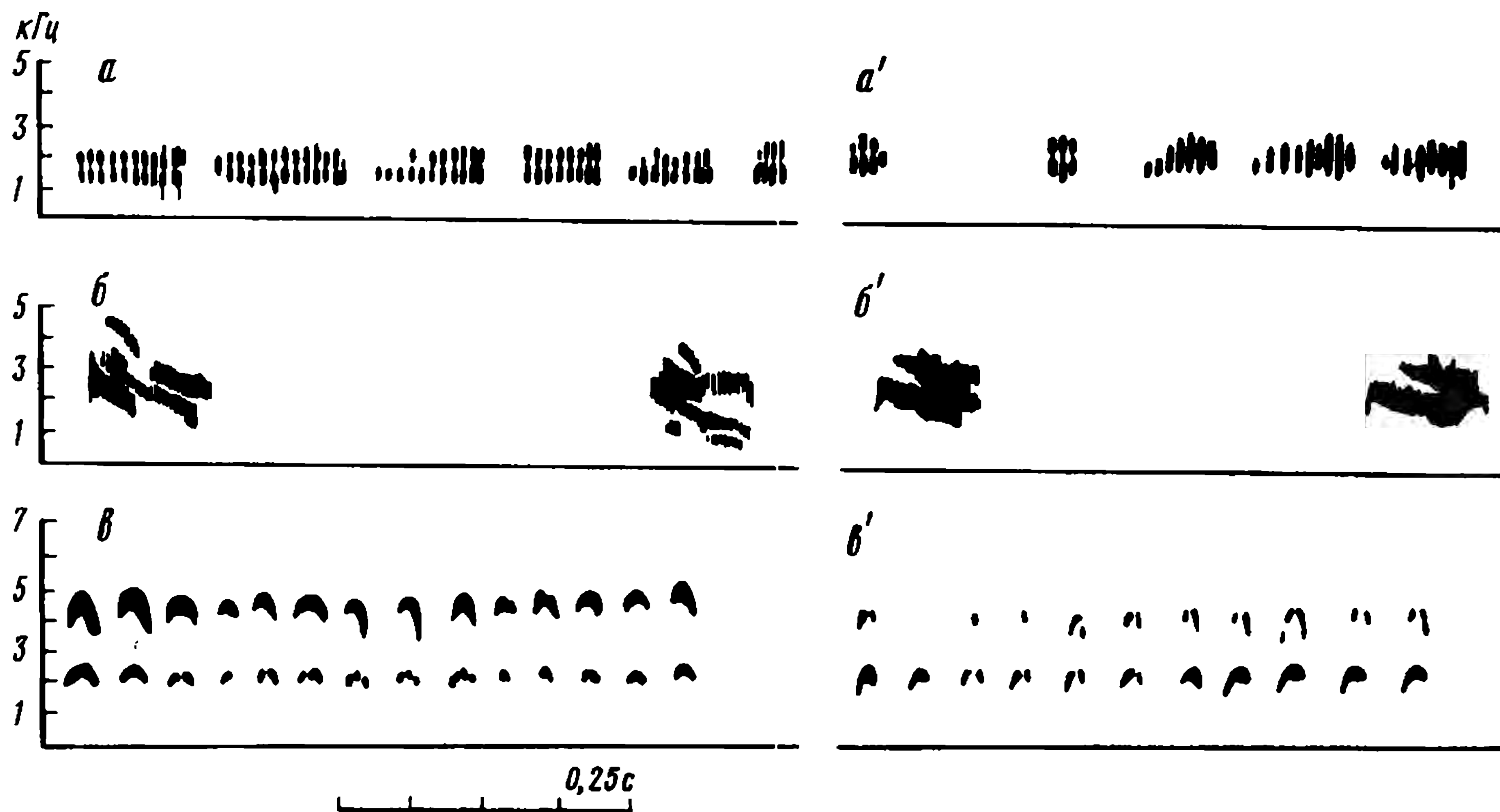


Рис. 30. Голоса сизоворонки Coracias garrulus (*а*), клушицы Pyrrhocorax pyrrhocorax (*б*) и пустельги Falco tinnunculus (*в*) и их имитации самцами черных каменок (*а'* — *б'* — picata, *в'* — capistrata)

форм еще более затруднительно. Достаточно сказать, что предсовокупительная песня выкриками, характерная для особей из ареала capistrata, даже у одного и того же самца отличается в разные дни как по составу своих исходных элементов, так и деталями временной организации. Вместе с тем мы пришли к выводу, что этот тип песен используется самцами capistrata и гибридами с признаками этой формы как в преддверии копуляции (при демонстрации самца в нишах — см. 3.1.2В), так и при напряженных территориальных конфликтах, тогда как у самцов picata — практически только во втором типе ситуаций. У всех трех форм перед копуляцией самцы произносят также серии высокочастотных сигналов типа 4 (рис. 21, *з*). У самцов opistholeuca в их предкопуляционных контактах с самками отмечались только эти сигналы. Иногда то же самое наблюдается и у готовых к копуляции самцов двух других форм.

Резюмируя все сказанное, мы склоняемся к тому, чтобы оценить вокальные репертуары picata, capistrata и opistholeuca как глубоко сходные в своей основе.

3.1.3. Резюме: Обзор возможных факторов репродуктивной изоляции и причин неэффективности изолирующих барьеров

3.1.3А. Экологические факторы

Необходимые для себя условия обитания черные каменки находят в сильно пересеченной местности с достаточным количеством убежищ для устройства гнезд. Этим требованиям могут в равной степени отвечать ландшафты с обширными выходами коренной породы в горных местностях и с расчлененными участками глинистых и лессовых обнажений (например, типа псевдокарста). Такие обнажения характерны для предгорий, где они приурочены, в частности, к лессовым каньонам речных долин.

Имеет смысл рассматривать дифференцированно вопросы: 1) о ландшафтных предпочтениях разных форм черных каменок и 2) о возможности избирательности к тем или иным фациям ландшафта (микростациям). Касаясь первого вопроса, следует подчеркнуть меньшую «петрофильность» формы capistrata, которая исконно связана с низкогорьями и предгорьями до высот порядка 1500 м (Иванов, 1969). Она полностью отсутствует (в отличие от форм opistholeuca и picata) в высокогорьях советского Бадахшана, а в горные районы Афганистана и Пакистана распространилась вторично по долинам крупных рек (рис. 17). В противоположность этому форма opistholeuca, как мы полагаем, исходно связана с высокогорьями, из которых она в дальнейшем расселилась в ландшафты предгорий. Ландшафтно-биотопические предпочтения формы picata в ее автохтонном ареале в целом сходны с таковыми предыдущей формы. В настоящее время обе они демонстрируют высокую эвритопность, будучи распространены почти от уровня моря до высот порядка 2200—2400 м (Бадахшан, Гиндукуш).

Вопрос о возможных предпочтениях к микростациям в пределах единого ландшафта в контексте нашей темы имеет смысл применительно к смешанным популяциям. Учитывая сказанное выше, последние формируются в основном за счет вселения picata и opistholeuca в исходный ареал формы capistrata. По мнению К. Палудана (Paludan, 1959), в местах совместного обитания двух (или всех трех) форм никаких

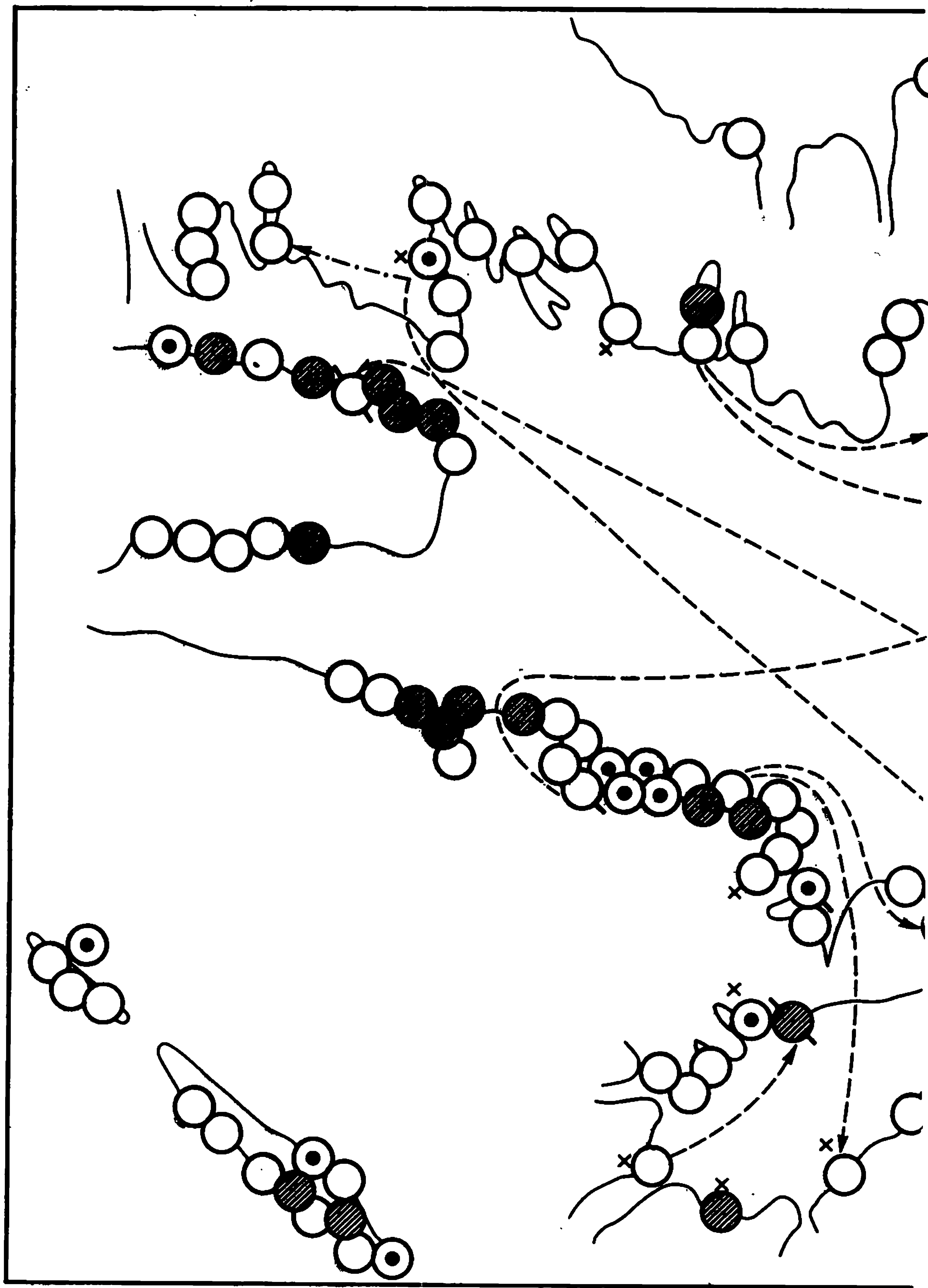
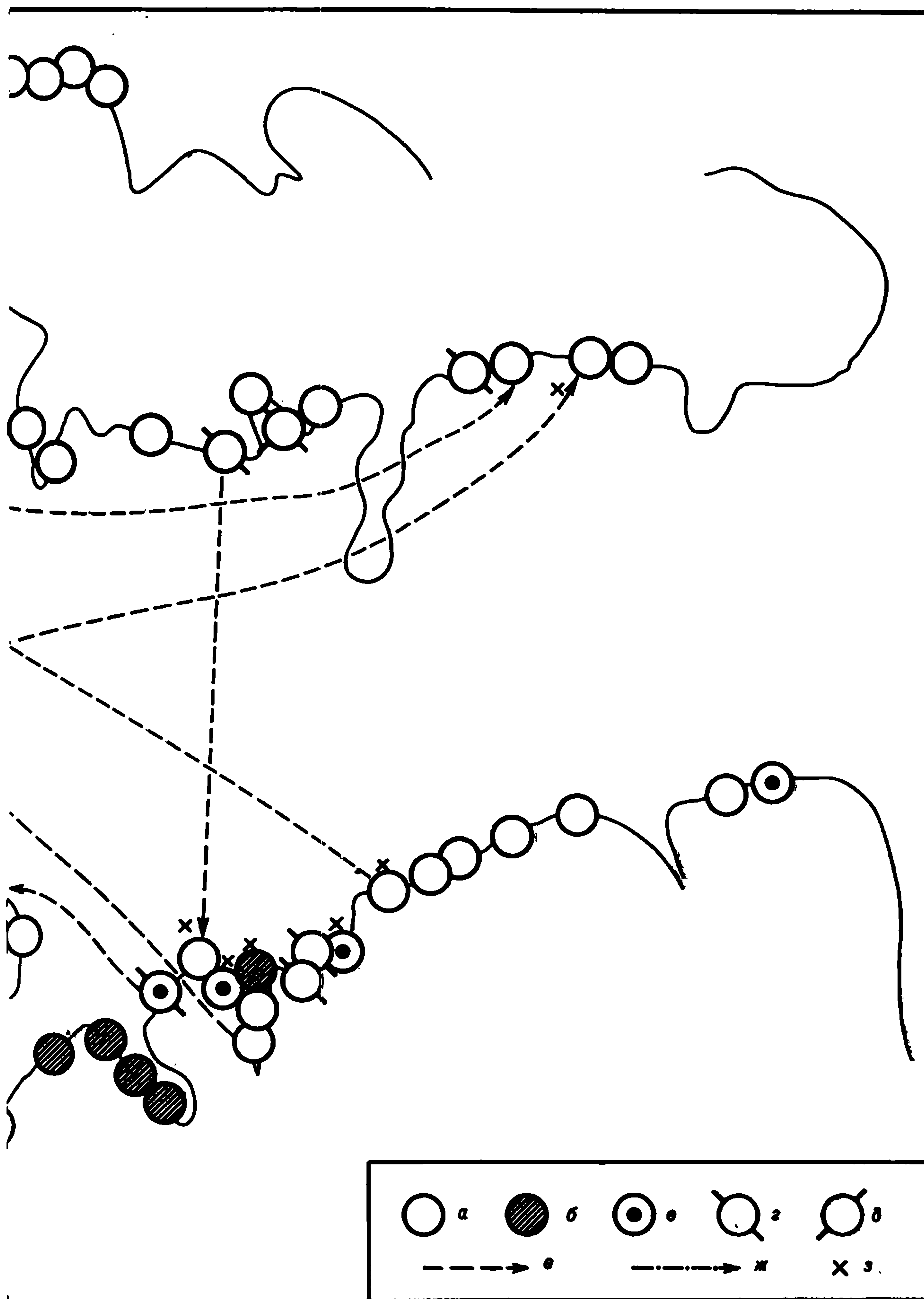


Рис. 31. Схема распределения самцов с разными фенотипами на экспериментальном участке в популяции 10 (Приташкентский Каратау 1987 г.). По неопубликованным данным С. Ю. Любущенко и А. В. Матюхина



а — самцы capistrata; *б* — самцы opistholeuca; *в* — самцы с фенотипом evreinowi; *г* — самцы, помеченные в 1986 г.; *д* — то же в 1985 г.; *е* — перемещение от места рождения к месту гнездования; *ж* — смена территории: 1985—1986 гг.; *з* — смена территорий: 1986—1987 гг.

различий в их биотопическом размещении не обнаруживается. Наши данные, касающиеся смешанных популяций в зонах алло-парапатрии (популяции 5—8), приводят нас к тому же выводу. Показано, что самцы разных фенотипов занимают смежные территории; один и тот же участок местности в разные годы может служить гнездовой территорией парам неодинакового фенотипического состава. Иными словами, какая-либо пространственная сегрегация на основе биотопических предпочтений полностью отсутствует (Панов, Корзухин, 1974).

Вместе с тем зачастую возникает впечатление, что в пределах данного дема территории самцов с разными фенотипами размещены не случайно, но формируют «гроздья» (кластеры) сходных по облику соседей. Та же тенденция обнаружена и в обширной зоне сосуществования capistrata и opistholeuca (популяция 10; рис. 31). Наблюдаемая картина может способствовать впечатлению, что представители разных форм (фенотипов) обладают разными биотопическими предпочтениями (см., например: Салихбаев и др., 1970). Однако тот факт, что неравномерное (или кажущееся неравномерным [8]) размещение разных фенотипов нередко имеет место в достаточно гомогенной среде, заставляет объяснять это явление через демографические закономерности. К числу последних относятся: 1) высокая филопатрия однажды гнездившихся особей, которые из года в год возвращаются на свою первоначально избранную территорию (см. 3.1.3B); 2) многолетнее постоянство большинства брачных пар; 3) возможность гнездования потомков в непосредственной близости от территорий своих родителей (Любущенко, Матюхин, неопубликованные данные). Все это должно способствовать формированию преемственных во времени, пространственно локализованных общностей, состоящих из родственных особей, которые, естественно, обладают в общем сходными фенотипами.

Не обнаруживая, таким образом, каких-либо очевидных различий в выборе микростаций, все три формы в пределах своих исходных ареалов формируют гнездовые популяции и приступают к размножению в разные сроки. Наиболее ранний прилет с мест зимовок характерен для формы capistrata. В самых южных точках ее ареала из пределов СССР прилет на места гнездования происходит в середине февраля (37° с. ш.; Потапов, 1959), а к концу этого месяца многие самцы уже находятся в парах (37°30′ с. ш., наши данные из окрестностей Ширабада). Примерно в 300—350 км к северу (40°30′ с. ш.) прилет отмечен в первых числах марта, а к 17—18 марта размеры семенников у самцов достигают 4×6 мм (хребет Нуратау; Салихбаев и др., 1959). Приблизительно в это же время семенники у самцов picata из центрального Копетдага (38° с. ш.) не превышают 2×2—2×4 мм (10—13.III). Наиболее раннее появление здесь самцов picata отмечено 6 марта, массовый прилет происходит во второй половине этого месяца, а первая самка зарегистрирована только 15 марта. В Сеистане (31°—32° с. ш.) первых самок этой формы наблюдали 20.III (Paludan, 1959). Эти фенологические различия между picata и capistrata сохраняются и в ближайших друг к другу участках их автохтонных ареалов (табл. 10).

[8] Статистический анализ размещения самцов с фенотипами capistrata и opistholeuca (по данным маршрутных учетов О. В. Митропольского и Э. Р. Фоттелера в останцовых горах пустыни Кызылкум) показал, что вопреки первому впечатлению самцы с фенотипом opistholeuca размещены не контагиозно, а равномерно, с тенденцией к случайному размещению.

Таблица 10

Сроки гнездования в популяциях форм picata и capistrata

Стадия гнездового цикла	Популяция picata (Бадхыз, юго-восточная Туркмения)		Популяция с преобладанием формы capistrata (долина р. Ширабад, юго-восточный Узбекистан) *	
	Ранняя весна 1976 г.	Поздняя весна 1977 г.	Ранняя весна 1971 г.	Поздняя весна 1973 г.
Прилет самок и образование пар	28.III, 30.III, 31.III, 7.IV, 9.IV	28.IV (запоздавшая на пролете самка)	До 11.III, 13.III, 18.III, 19.III, 21.III, 3.IV	До 27.II, 1.III—27.III **
Гнездостроение (первый цикл)	12.IV, 13.IV ***	5.IV, 22.IV, 29.IV (вторая самка в полигиническом трио)	15.III, 19.III, 27.III 30.III (4 пары)	6.III—13.III (1 пара), 15.III, 18.III (2 пары), 21.III, 22.III (2 пары)
Насиживание	20.IV, 24.IV	15.IV, 29.IV, 2.V (первое яйцо отложено 26.IV), 11.V	12.IV (2 пары), 24.IV, 25.IV (2 пары)	—
Птенцы в гнездах	Не встречены до 1.V ****	24.IV, 2.V, 7.V, 12.V	11.IV (2 пары), 12.IV, 13.IV, 17.IV, 22.IV (2 пары), 25.IV (4 пары)	—
Слетки	— *****	5.V, 9.V, 11.V	22.IV, 24.IV (2 пары)	—
Гнездостроение (второй цикл)	— ******	—	25.IV (3 пары) 24.IV	—

* Данные только по фенотипически чистым особям capistrata.
** Подробнее см.: Панов, Корзухин, 1974.
*** По данным Г. С. Бельской (1961), кладки в Бадхызе находили 4.IV (необычно ранняя дата), 30.V (сильно насиженные), 1.VI (насиженные) и 3.VI. По данным А. Н. Сухинина (1958) — 12 и 13.IV (одна из трех кладок неполная).
**** Птенцы в гнездах — 31.V, 1.VI, 7.VI, 17.VI (Бельская, 1961).
***** Слетки — 13.V (вылет из гнезда), 30.V, 14.VI (цит. ист.).
****** Г. С. Бельская сообщает о втором цикле размножения (насиживание — 30.V).

Наиболее поздно приступают к гнездованию автохтонные высокогорные популяции opistholeuca. В окрестностях Хорога гнездостроение затягивается до конца мая, неоперенные птенцы в трех гнездах найдены 7—11 июня, первые слетки отмечены 14 июня. Размножение сильно растянуто, некоторые пары успевают гнездиться дважды за лето. Запаздывание размножения бадахшанской популяции opistholeuca бесспорно обязано суровым климатическим условиям высокогорий. Вместе с тем такого рода средовыми факторами трудно объяснить различия в фенологии размножения популяций capistrata и picata, гнездящихся в весьма сходных условиях на одной и той же широте. Эти различия, указывающие, по всей видимости, на генетическую самостоятельность данных форм, не приводят, однако, к хронографической изоляции между ними в зонах алло-парапатрии. Причина этого очевидна: реально наблюдаемая растянутость сроков размножения в смешанной (как и в любой природной) популяции аннулирует номинальные различия в средних сроках гнездования контактирующих форм (если эти различия не достигают некой пороговой величины). Сказанное можно проиллюстрировать данными по срокам формирования пар в популяции 6 (юго-восточный Узбекистан), где по крайней мере в течение целого месяца существуют открытые вакансии для включения в процесс размножения запаздывающих на пролете особей (рис. 32, *А*).

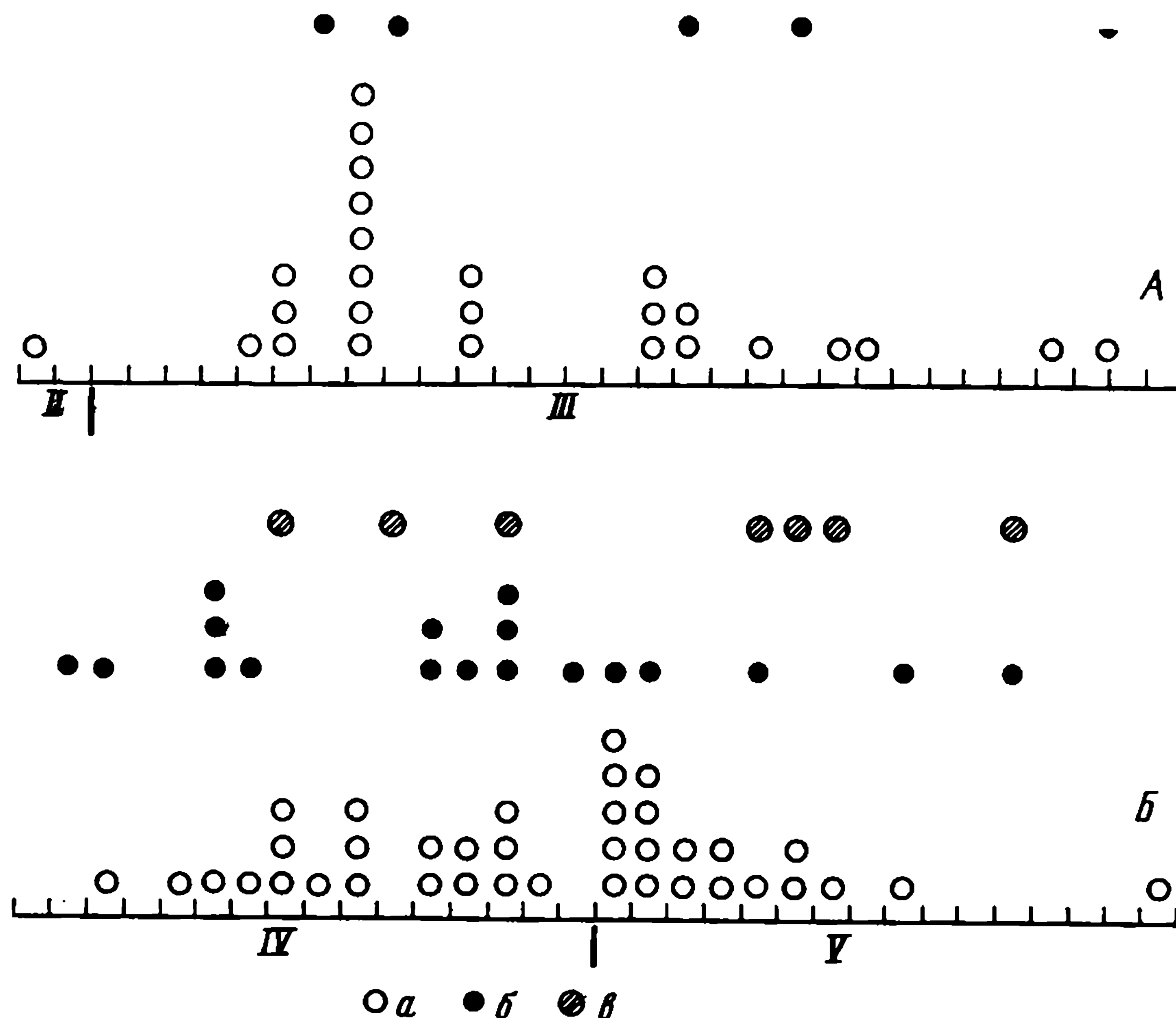


Рис. 32. Сроки размножения самцов разных фенотипов в смешанных популяциях черных каменок

А — даты формирования пар в популяции 6 из зоны алло-парапатрии (юго-восточный Узбекистан); *Б* — даты вылупления птенцов в популяции 10 из области совместного обитания форм capistrata и opistholeuca.

Фенотипы: *а* — capistrata; *б* — opistholeuca; *в* — evreinowi

Как оказалось (рис. 32, Б), резкие исходные различия в сроках гнездования capistrata и opistholeuca полностью нивелированы в области совместного обитания этих форм на северо-востоке Средней Азии (критерий Колмогорова — Смирнова, λ^2=0,68). При этом фенотипические гибриды типа evreinowi по срокам гнездования не отличаются от наиболее многочисленных здесь птиц с фенотипом capistrata (λ^2=0,96).

3.1.3Б. Этологические факторы

Из раздела 3.1.2. следует, что в данном случае «опознавательным признаком», обладающим резкими и устойчивыми различиями, является окраска самцов picata, capistrata и opistholeuca. Особенности окраски самцов, демонстрируемые при взаимодействиях с самками, вне всякого сомнения должны придавать своеобразие всем демонстрациям самца каждой данной формы (рис. 33). Однако факты, имеющиеся в нашем распоряжении, свидетельствуют о том, что самки игнорируют специфику окраски самцов, а самцы, в свою очередь, не проявляют избирательности к окраске самок.

Хотя самка в момент вселения в дем явно осуществляет выбор дальнейшей линии поведения, определяется он в большинстве случаев, вероятно, не столько фенотипом самцов, сколько их активностью и в еще большей степени качеством их территорий (Панов, Корзухин, 1974). Об этом свидетельствуют как прямые наблюдения в смешанных популя-

циях, так и косвенные данные, полученные в чистых популяциях, где многие самки лишь ненадолго задерживаются на территории самца, хотя все самцы имеют здесь стандартный облик.

В основе наших дальнейших рассуждений лежить предположение, что в молодых зонах вторичного контакта (например, в популяции 6) могут иметь место некоторые ограничения свободной гибридизации, обязанные склонности самок в условиях свободного выбора отдавать предпочтение самцам «своей» формы. Подобная избирательность, как мы полагаем, скорее всего отсутствует в зонах древней гибридизации (например, в популяции 10), где все особи, вне звисимости от их внешнего облика, в целом генетически однотипны [9].

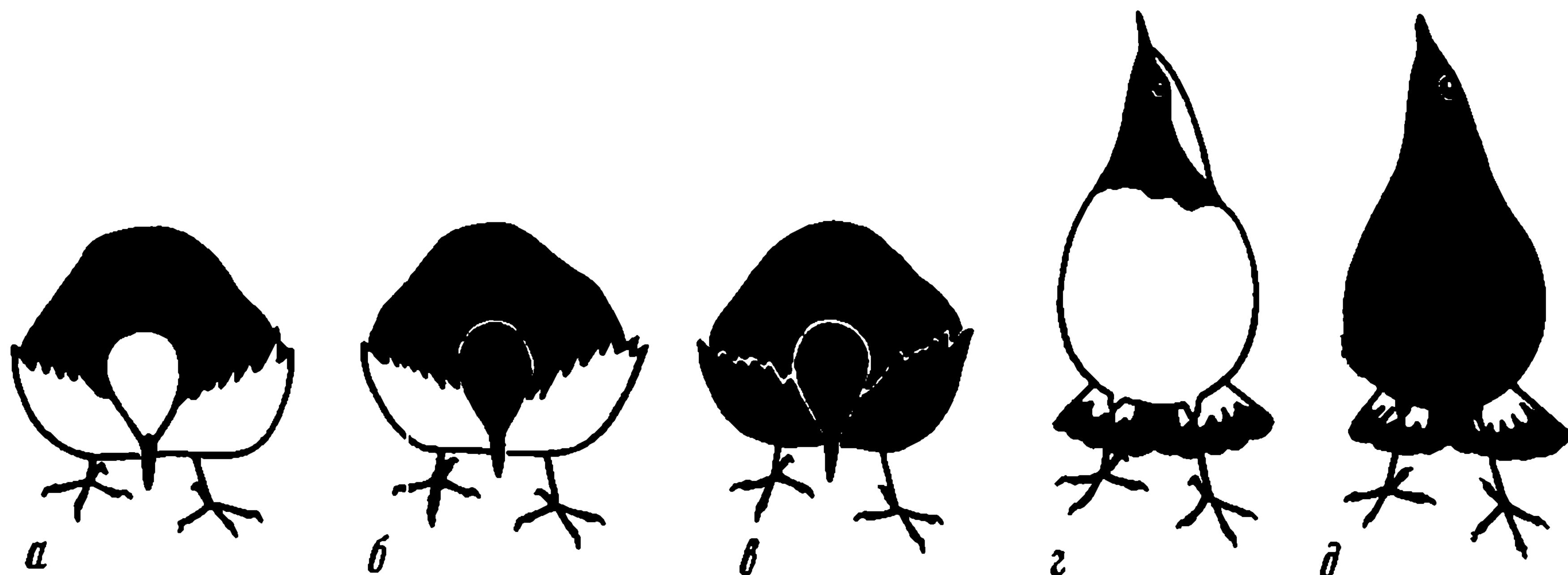


Рис. 33. Некоторые позы самцов capistrata (*а, г*), picata (*б*) и opistholeuca (*в, д*) при взаимодействиях с самками

Самцы показаны в том ракурсе, который попадает в поле зрения самки во время взаимодействия между партнерами.

а—в — сгорбленная поза 14, весьма характерная для стадии консолидации пары

Имеющиеся данные в какой-то степени отвечают этим предположениям. Действительно, в популяции 6 к концу периода формирования пар холостыми оказывались в основном самцы с «аберрантными» для данной смешанной популяции фенотипами opistholeuca и evreinowi (подробнее см.: Панов, Корзухин, 1974). Мы располагаем также свидетельством безуспешной попытки гнездования смешанной пары (самец picata×самка capistrata), которая распалась, возможно, из-за несогласованности поведения партнеров на стадии копуляции. Следует, однако, подчеркнуть, что число такого рода наблюдений, косвенно свидетельствующих в пользу тенденции к ассортативности скрещиваний, крайне ограниченно. Наряду с этим мы располагаем достаточно многочисленными данными об успешном размножении смешанных пар, часть которых по срокам гнездования даже опережала гомогамные пары (рис. 32, *а*). Сказанное относится и к другим смешанным популяциям из зон алло-парапатрии (популяции 5 и 9). Не исключено, что неизбирательным скрещиваниям способствует уменьшение в названных регионах первоначальных этологических различий между формами, в частности различий в песенном поведении (см. рис. 23).

Обратимся теперь к смешанным популяциям capistrata — opistholeuca из северо-восточных участков Средней Азии, напомнив, что мы склонны

[9] Здесь можно, в принципе, ожидать у самок предпочтений к самцам, окрашенным по типу отцов данных самок. Такого рода импринтинг описан для одновидовых популяций со сбалансированным генетическим полиморфизмом (см., например: Cooke, McNally, 1975).

рассматривать эти популяции как гибридогенные, генетически однородные общности, изменчивость которых обязана в настоящее время сбалансированному полиморфизму. Данные, полученные при изучении популяции 10 (Любущенко, Матюхин, неопубликованные данные), пока что не дали весомых свидетельств какой-либо устойчивой тенденции к ассортативным скрещиваниям. Самки лишь в 57 % случаев выбирали в качестве половых партнеров таких самцов, которые окрашены по типу отца самки. Одна и та же самка в разные годы может формировать пары с самцами разных фенотипов (3.1). Самцы всех трех фенотипов размножаются синхронно (рис. 32, *б*). Самцы фенотипов, находящихся в популяции в меньшинстве, зачастую имеют гораздо более высокий успех размножения, чем численно доминирующие самцы фенотипа capistrata. В частности, в этой популяции описано два случая полигинии, и в обоих самцы-бигамы были окрашены по типу opistholeuca. Иными словами, в этой популяции не обнаружено даже слабой тенденции к ограничению свободного скрещивания.

Таким образом, перед нами еще один пример возможности широкой гибридизации между формами, обладающими резким несходством в окраске и сравнительно небольшими, скорее количественными различиями в сигнальном поведении. Поведение это к тому же имеет весьма подвижный, «оппортунистический», характер (см. 3.1.2А). Самцы-иммигранты, носители чуждых генов, способны, по-видимому, усваивать манеру пения местных самцов. Характер организации взаимодействий, ведущих к формированию пар и к копуляции, допускает быструю взаимонастройку поведения партнеров, даже если первоначально способы действий каждого из коммуникантов выглядят с точки зрения его партнера «нетипичными». По мере углубления гибридизации первоначальные различия в поведении контактирующих форм все более нивелируются. В сфере песенного поведения ведущая роль в такого рода преобразованиях принадлежит, по-видимому, явлениям импринтинга.

3.1.3В. Генетические факторы

Кариологическое исследование двух самцов формы picata показало, что по общему числу хромосом (2N=82) и по внешней морфологии аутосом ее кариотип не отличается от кариотипа близкого вида O. finschii и всех прочих видов рода Oenanthe фауны СССР (Булатова и др., 1971; Панов, Булатова, 1972а; Bulatova, Panov, 1973). Кариологическое описание формы capistrata указывает на сходство W-хромосомы с таковой у O. finshii (Булатова и др., 1972). Таким образом, при несомненном общем сходстве кариотипов по крайней мере двух из трех форм черных каменок дальнейшие суждения по сравнительной цитогенетике возможны лишь на базе дифференциальной окраски.

В зоне алло-парапатрии (популяции 6—8) средний размер кладок 11 гетерогамных пар (партнеры бесспорно принадлежат к разным формам или по крайней мере один из них имеет гибридное происхождение) составил 4,91±0,17. Для 7 из этих пар средняя величина выводка — 4,82±±0,13. Средняя величина кладки в чистых популяциях формы picata равна 5,2±0,14 (*n*=19; по данным автора; Зарудный, 1896; Бельская, 1961; Степанян, Степанян, 1972), в автохтонных популяциях формы opistholeuca — 4,8±0,11 (*n*=15; по данным автора и Б. Н. Гурова); у пар с самцами capistrata из популяций с преобладанием этой формы — 5,2±0,10 (*n*=16; по данным автора, С. Ю. Любущенко, А. В. Матюхина,

О. В. Митропольского Э. Р. Фоттелера). Доля неоплодотворенных яиц у 9 смешанных пар составила 4,4 %, у 6 пар picata — 12,9 %, у 7 пар opistholeuca — 4,8 %.

Отдельно рассмотрим данные по плодовитости в популяции 10 из зоны совместного обитания capistrata и opistholeuca.

	Пары с самцами фенотипов		
	capistrata	opistholeuca	evreinowi
Средняя величина кладки (1985—1987 гг.)	5,2±0,23 (*n*=9)	5,6±0,29 (*n*=4)	— *
Средняя величина выводка (1985 г.)	5,0±0,00 (*n*=5)	5,0±0,00 (*n*=3)	—
То же, 1986 г.	4,6±0,33 (*n*=12)	4,0±0,70 (*n*=3)	— **
То же, 1987 г.	4,6±0,46 (*n*=7)	5,4±0,45 (*n*=5)	4,8±0,44 (*n*=6)
То же, 1985—1987 гг.	4,7±0,20 (*n*=24)	4,9±0,30 (*n*=11)	4,7±0,39 (*n*=7)

* Единственное гнездо, найденное на стадии насиживания, содержало максимальную по величине кладку из 7 яиц (1986 г.).

** В единственном гнезде, найденном на стадии выкармливания, находилось 4 птенца.

Из приведенных данных нетрудно видеть, что репродуктивный успех пар с участием самцов разных фенотипов (как «чистых», так и «гибридного») одинаков. Сопоставимы и потери на стадии насиживания: у 7 пар с самцами capistrata неоплодотворенные яйца (11,1 %) обнаружены в 57,1 % кладок, у 3 пар с самцами opistholeuca неоплодотворенным оказалось одно яйцо (5,9 %) в одной кладке (33,3 %). Из 78 окольцованных птенцов, отцами которых были самцы capistrata, в последующие годы вернулись 12 (15,4 %); из 33 помеченных птенцов от пар с самцами opistholeuca вернулись 4 (12,1 %; различия недостоверны). Возвраты взрослых самцов capistrata и opistholeuca составляют соответственно 72,2 и 75,0 %, возвраты взрослых самок — 55,3 % (Любущенко, Матюхин, неопубл. данные).

Этими же исследователями получены предварительные данные о наследовании окраски самцов в популяции 10. Имеющиеся сведения сводятся к следующему.

Фенотипы отцов	Фенотипы сыновей (количество наблюдавшихся особей)		
	capistrata	opistholeuca	evreinowi
capistrata	11 (8) *	—	—
ophistholeuca	—	1 (1)	—
evreinowi	7 (3)	—	4 (3)

* В скобках — число изученных выводков.

Разумеется, этих данных пока недостаточно для каких-либо кардинальных выводов. Тем не менее уже сейчас можно утверждать, что в данной популяции фенотипически чистые самцы capistrata, подобно «гибридным» самцам evreinowi, могут иметь примесь генов opistholeuca. В потомстве одного и того же самца evreinowi при скрещивании его с одной самкой присутствуют только самцы capistrata, при скрещивании с другой —

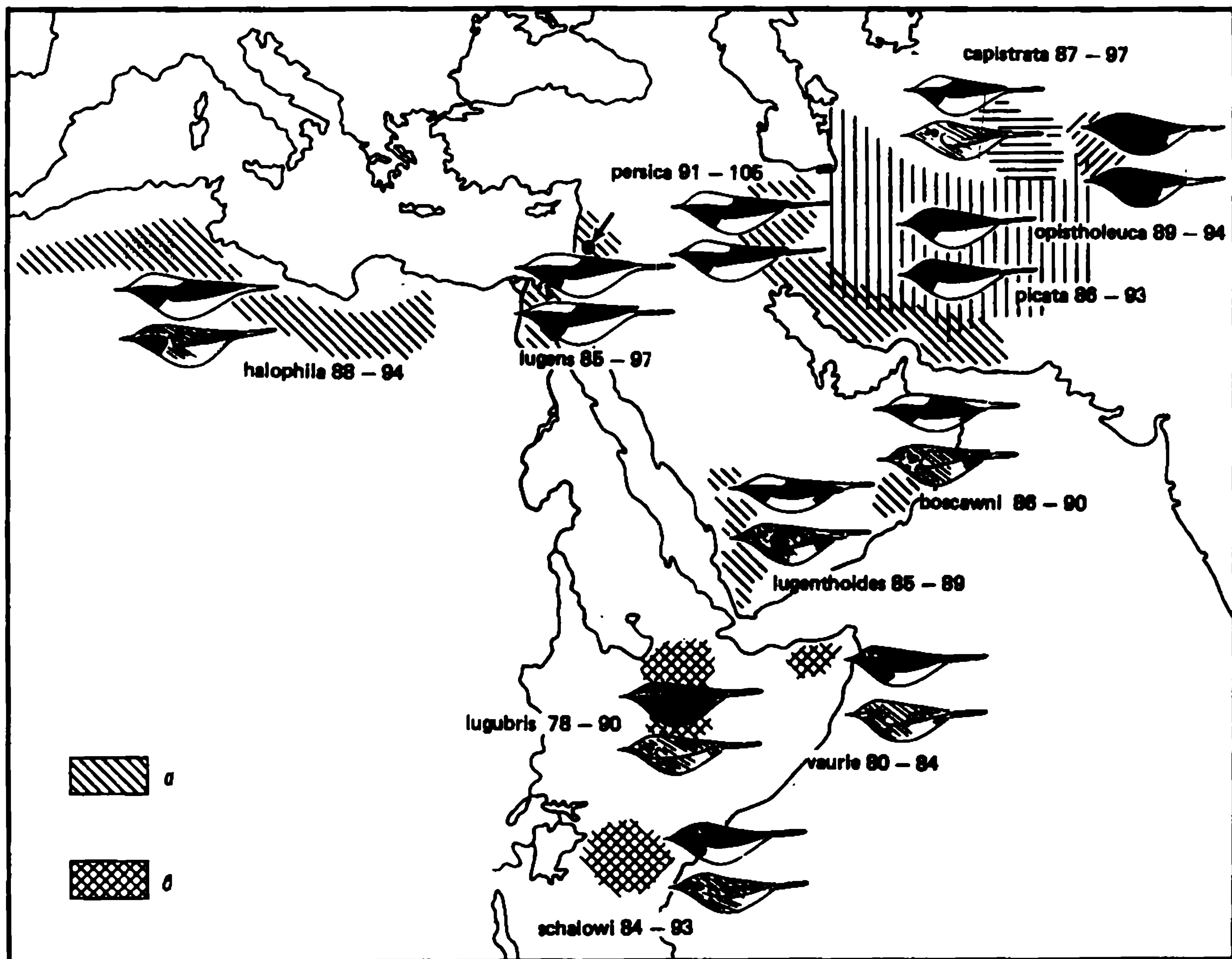


Рис. 34. Ареал черных каменок и родственных им видов O. lugens (*а*) и O. lugubris (*б*). Иногда оба эти вида объединяются под видовым названием O. lugens

Для каждой формы показаны окраска самцов (вверху), самок (внизу) и длина крыла (минимальные и максимальные значения). Обратить внимание на уменьшение размеров в направлении с юга на север и на географическую изменчивость в степени развития полового диморфизма. Стрелкой показана предполагаемая (весьма сомнительная) изолированная область гнездования формы opistholeuca. По: Meinertzhagen, 1930; Mackworth-Praed, Grant, 1960, 1973; Etchecopar, Hüe, 1967; Ferguson-Lees, 1968; Erard, Etchecopar, 1970; Hüe, Etchecopar, 1970; Haffer, 1977; Wallace, 1983

только самцы evreinowi. Это указывает на генетическую разнородность самок вопреки их фенотипическому единообразию.

В итоге можно сказать, что имеющиеся данные не дают пока никаких свидетельств существования посткопуляционных барьеров изоляции, равно как и отбора против гибридов.

* * *

На основе всего сказанного можно нарисовать гипотетическую картину эволюционной истории «группы черных каменок». Существует мнение, что их ближайшими родственниками являются африканские и переднеазиатские каменки из комплекса lugens—lugubris (Дементьев, 1937, 1952; Meinertzhagen, 1954; Hall, Moreau, 1970), почти полностью аллопатрического по отношению к черным каменкам (рис. 34).

Дифференциация предковой формы черных каменок, вселившейся в их современный ареал из передней Азии или Аравии, могла в принципе произойти двумя путями: 1) за счет расщепления ее на три подвида,

оказавшихся первоначально пространственно изолированными в следующих рефугиумах: система Копетдага (picata), Гиндукуш-Памир (opistholeuca), мезозоиты Кызылкумов (capistrata); 2) в результате двух последовательных инвазий с запада: первой, когда в интересующий нас регион вселилась форма, которая впоследствии, с поднятием горных систем Гиндукуша и Памиро-Алая, дала начало двум группам популяций (picata и opistholeuca), и второй, когда предок формы capistrata вселился с юго-запада в Кызылкумы по низкогорьям, разделяющим Копетдаг и Гиссаро-Алай.

Позже в результате расширения ареалов (в основном формы picata на восток и opistholeuca — на северо-запад) сформировалось несколько зон вторичного контакта и гибридизации. Одна из них и по сей день существует в северо-западном Афганистане и в юго-западном Узбекистане, где в исходный ареал capistrata идет постоянный приток иммигрантов из чистых популяций picata с запада и из почти чистых популяций opistholeuca с востока. Этот регион характеризуется максимальной изменчивостью фенотипов (как самцов, так и самок). Вместе с тем формы opistholeuca и picata местами еще сохраняют свою генетическую самостоятельность.

Иная, по всей видимости, картина имеет место на северо-востоке ареала группы черных каменок — по окраинам Кызылкумов и в останцовых горах этого региона. Здесь в результате длительной гибридизации сформировалась единая панмиктическая популяция, в которой резкая изменчивость окраски самцов подчиняется принципам сбалансированного генетического полиморфизма. В то же время окраска самок стабилизировалась и представлена в настоящее время единственным фенотипом, отвечающим фенотипу одной из родительских форм.

Вместе с тем необходимо подчеркнуть, что в принципе не исключена и совершенно иная интерпретация событий, происходящих в этих смешанных популяциях северо-востока Средней Азии (в том числе в наиболее изученной популяции 10). Действительно, можно предположить, что здесь мы имеем дело не с генетически единой полиморфной популяцией (гипотеза 1), а с зоной перекрывания ареалов двух генетически самостоятельных форм (capistrata и opistoholeuca), ограниченно гибридизирующих друг с другом (гипотеза 2). Из всех имеющихся сегодня фактов этой второй гипотезе может серьезно противостоять лишь единственный — именно мономорфизм самок.

Окончательный вывод в пользу той или иной гипотезы возможен лишь на базе дальнейшего пристального изучения индивидуализированных меченых популяций.

3.2. Плешанка Oenanthe pleschanka (Lepechin, 1770) — испанская, или черно-пегая, каменка O. hispanica (Linnaeus, 1758)

При существовании двух точек зрения относительно таксономического ранга этих форм (подвиды — виды) в последние годы большинством авторов для них принят видовой статус (Vaurie, 1949; Voous, 1960; Ripley, 1964; Stresemann et al., 1967; Panow, 1974, Лоскот, 1976, 1982, 1983; Степанян, 1978, 1983). Следует, однако, подчеркнуть, что это решение оправдано лишь в свете данных о значительном уровне дивергенции

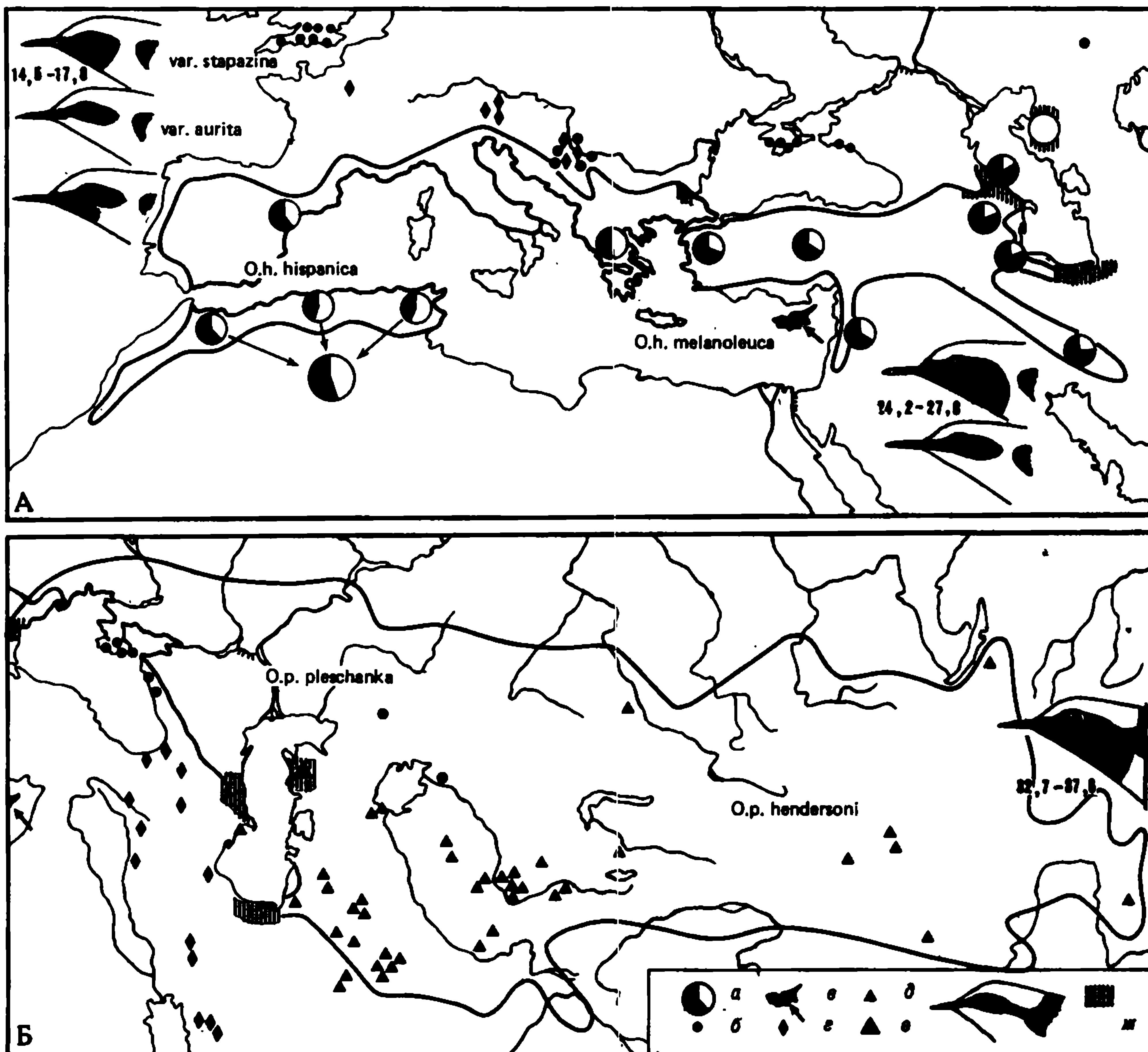


Рис. 35. Ареалы и зоны контакта испанской каменки (*А*) и плешанки (*Б*)

а — соотношение в числе черногорлых самцов морфы stapazina (черное поле) и белогорлых самцов морфы aurita (белое поле); *б* — залеты испанской каменки (они известны и далее на север — на Гебридские и Шетландские острова); *в* — ареал O. p. cyprіaca; *г* — встречи плешанок в гнездовое время за пределами основного ареала и залеты (известны также залеты в Шотландию и на север Приморского края); *д* — единичные встречи фенотипа vittata (изображен в легенде) в гнездовое время и на пролете; *е* — популяция, где фенотип vittata вполне обычен; *ж* — зоны контакта и гибридизации.

Около изображений O. hispanica var. stapazina и O. pleschanka указана ширина черного горла (вниз и назад от основания клюва) в мм. По данным: Зарудный, 1896, 1900, 1903; Гаврилов, 1970; Лоскот, 1976, 1983; Панов, Иваницкий, 1975б; Haffer, 1977; по коллекциям из зоомузеев МГУ, ЗИН и по материалам Митропольского и автора

данных форм по окраске (что и позволило первоначально описать их как самостоятельные виды) и, как оказалось позже, по целому ряду особенностей поведения (Панов, 1978). Иными словами, видовой статус плешанки и испанской каменки хорошо согласуется с морфологической концепцией вида, хотя и не укладывается в биологическую концепцию Э. Майра, ибо в центре зоны гибридизации этих форм в Северном Иране имеет место полная интрогрессия (Haffer, 1977а). Выход из этого противоречия систематики видят в том, чтобы фактически (по уровню дивергенции) рас-

сматривать подобные формы как «полувиды», номенклатурно обозначая их биноминально, т. е. в качестве таксономических видов.

С учетом всего сказанного плешанка и испанская каменка трактуются в данной работе в качестве «видов». Оба они политипичны. Кипрская плешанка O. p. cypriaca определенно мономорфна по окраске самцов (Sluys, Berg, 1982). Вопрос о природе дискретной изменчивости окраски самцов в популяциях номинативной формы плешанки остается дискуссионным (см. 3.2.2В). Для обоих подвидов испанской каменки характерен дискретный генетический полиморфизм в его классическом выражении. По всему ареалу вида черногорлые самцы морфы stapazina численно преобладают над белогорлыми aurite (или amphileuca) (рис. 35).

В зонах контакта плешанки и испанской каменки мы обнаруживаем основные типы пространственных отношений между ними и по крайней мере три градации в степени обмена генами, соответствующие схеме Л. Шорта (Short, 1969a). Симпатрия с широкой гибридизацией имеет место по западному побережью Каспийского моря (Панов, 1986) и в северо-западном Азербайджане (Лоскот, 1983); парапатрическая гибридизация с полной интрогрессией в гибридной зоне, расположенной между аллопатрическими ареалами родительских форм — в центральном и восточном Эльбурсе (Haffer, 1977a); «симпатрическое скопление гибридов» (точнее, вероятно, гибридодогенная полиморфная популяция) — на п-ове Мангышлак к югу до 42° с. ш. (Панов, Иваницкий, 1975б; Панов, неопубликованные данные) и, по-видимому, на Западном чинке Устюрта (Гаврилов, 1970) [10]. Ограниченные сведения по восточной Болгарии (Baumgart, 1971; Jung, личное сообщ.) могут свидетельствовать о симпатрической или парапатрической гибридизации и в этом регионе.

Данные по фенотипическому составу популяций, биологии и поведению получены нами в 1966—1985 гг. в аллопатрических участках их ареалов (плешанка — Копетдаг, окрестности г. Красноводска, Б. Балхан, Гиссарский хребет, Алтай; испанская каменка — юго-восточное Закавказье), а также в зонах их гибридизации на полуострове Мангышлак и в западном Прикаспии.

3.2.1. Фенотипический облик и состав размножающихся пар в чистых и гибридных популяциях плешанки и испанской каменки

3.2.1А. Фенотипический состав популяций плешанки, аллопатричных по отношению к испанской каменке

В восточных частях ареала плешанки (к востоку от 70° в. д.) самцы этого вида практически мономорфны. В музеях СССР среди сотен самцов из этих регионов имеется только 9 белогорлых vittata, из которых большинство добыты во внегнездовой период [11]. Еще один экземпляр указывается для северного Прибайкалья (Гусев, 1962). Позже этот фенотип

---

[10] Последние 2 региона входят, по всей видимости, в ареал единой гибридогенной популяции, занимающей территорию порядка 90 тыс. кв. км.

[11] Из них 4 добыты в Китае (август-сентябрь 1889, 1895 и 1908 гг.), 2 в Гобийском Алтае (Монголия, июнь-июль 1926 г.), 3 на юге Западной Сибири и в Восточном Казахстане

не удалось обнаружить в Монголии (Piechocki, Bolod, 1972; Piechocki et al, 1982), в Тувинской АО (Иваницкий, личное сообщ.), на Алтае и в прилежащих к нему с запада низкогорьях Казахстана (Panow, 1974). Фенотип vittata вообще не упоминается в ряде фундаментальных сводок по орнитофауне Алтая (Сушкин, 1938), Таджикистана (Иванов, 1969; Абдусалямов, 1973), Казахстана (Шнитников, 1949) и Киргизии (Ковшарь, 1966).

Этот фенотип становится более обычным на востоке Средней Азии, в южном Узбекистане. Здесь добыто 8 из 25 экз., хранящихся в основных коллекциях СССР. Весной 1984 г. мы отметили двух таких самцов в хребте Нуратау, а в 1987 г. в том же регионе (поселок Дарбаза к северу от Ташкента) А. В. Матюхин (личное сообщ.) наблюдал на весеннем пролете не менее 10 экз. и добыл 4 экз. vittata. Н. А. Зарудный (1896) указывает, что vittata гнездится «в достаточном числе» у юго-восточных подножий хребта Кугитанг.

Далее к западу vittata встречается, пожалуй, еще более регулярно. В Бадхызе на весеннем пролете один экземпляр отмечен В. М. Лоскотом (1976) и 4 — автором и В. В. Иваницким в период между 28. III и 11. IV—1976 г. В центральном Копетдаге мы отметили по одному экземпляру 25. IV—1966 г., 30. VII—1967 г. и 20. III—1968 г. Н. А. Зарудный упоминает о двух самцах, добытых близ Кизил-Арвата. Он же наблюдал «несколько экземпляров» в конце августа 1884 г. у впадения р. Сумбар в р. Атрек. Еще одна vittata встречена в юго-восточных предгорьях Копетдага у Кучана (Haffer, 1977а). Таким образом, из этого региона мы имеем сведения более чем о 12 самцах фенотипа vittata.

В центральном и западном Копетдаге появляются и другие фенотипы, никогда не отмечавшиеся восточнее, — так называемые «белоспинные плешанки» (Haffer, 1977а) с полным или частичным отсутствием черноты на спине. Еще далее к западу в обширных зонах контакта между плешанкой и испанской каменкой в южном и западном Прикаспии этот фенотип становится особенно многочисленным. Наряду с ним здесь встречаются и многие другие, практически полностью отсутствующие за пределами областей совместного обитания плешанки и испанской каменки (см. ниже, 3.2.1В; Лоскот, 1986).

Аналогичное увеличение фенотипической гетерогенности имеет место на п-ове Мангышлак. Здесь мы всего лишь за месяц отметили 25 самцов фенотипа vittata, что составляет около 11 % от численности всей местной смешанной популяции (Панов, Иваницкий, 1975б). Учитывая все сказанное выше, гибридная природа этого фенотипа в данном регионе не вызывает сомнений (см. 3.2. 3.).

В крайне западном участке ареала плешанки на о. Кипр самцы вновь оказываются мономорфными. Не обнаружены какие-либо фенотипы, кроме типичной pleschanka, и в материковой Европе — опять же за исключением зоны контакта этого вида с испанской каменкой в Болгарии.

Окраска самок плешанки подвержена широкой изменчивости (рис. 36). Среди диагностических признаков называют продольную испещренность грудного ожерелья, имеющего бурый оттенок, и присутствие наствольных пестрин на темени (Panow, 1974, рис. 53; Sluys, Berg, 1982; Лоскот, 1983).

(март, апрель и июль 1927, 1963, 1967 гг.). Из 13 самцов vittata, просмотренных Ю. Хаффером в музеях мира, 6 добыты «. . .на местах гнездования в северо-восточном Иране, Туркестане и Джунгарии», остальные — в период миграции в Аравии и в Восточной Африке (Haffer, 1977а). Самцы фенотипа vittata встречаются в ареале плешанки в Индии (Ali, Ripley, 1973).

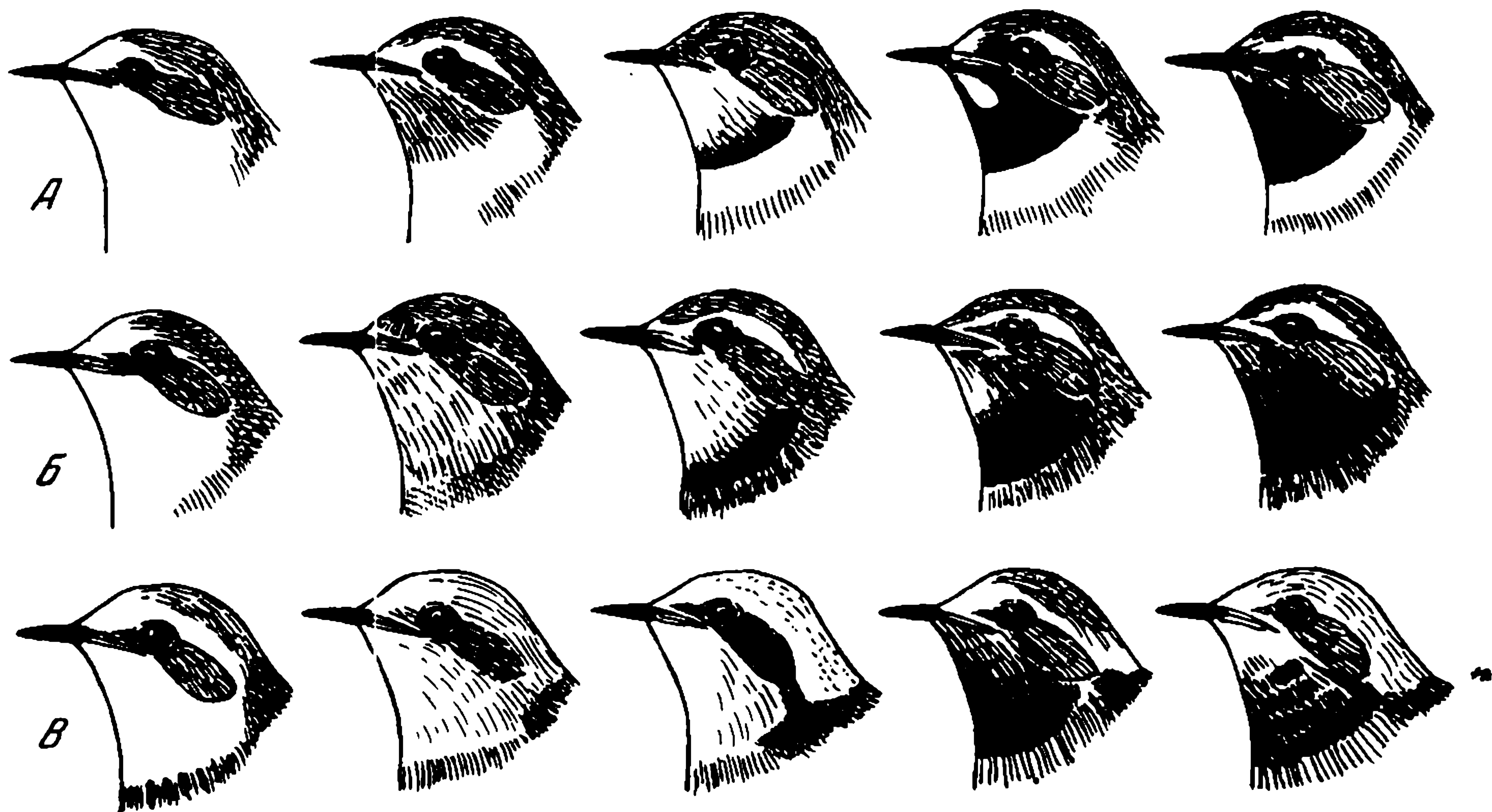


Рис. 36. Некоторые варианты окраски самок в популяциях испанской каменки из Закавказья (*А*), плешанки из Средней Азии и с Алтая (*Б*) и в смешанной популяции с п-ова Мангышлак (*В*)

В популяции Мангышлака обычны все варианты, изображенные в среднем ряду, но здесь весьма велика доля светлоголовых самок, которые показаны на этом рисунке. Такие самки изредка встречаются и в чистых популяциях плешанки

Однако пестристость на голове и груди у большинства самок явственно проступает лишь к началу июля. В конце весны и начале лета многие самки лишены также отчетливо выраженного грудного ожерелья. Все это в ряде случаев не позволяет надежно опознать видовую принадлежность самок плешанки и испанской каменки (у последних также иногда имеется продольная пестристость на темени — см., например, в Зоомузее МГУ экземпляр из окрестностей Еревана от 28. IV).

Окраска самок чрезвычайно изменчива практически по всем признакам (оттенок мантии и груди, интенсивность пигментации горла, рисунок и цвет оперения головы и т. д.). Окраска горла меняется континуально от светло-серой до почти черной. Черногорлые самки по всему ареалу встречаются в меньшинстве (15—20 %) и представлены, как мы полагаем, особями старших возрастных групп. Другим признаком маскулинизации, приобретаемым с возрастом (Завадский, 1922), является посветление верхней части головы и зашейка. Изредка попадаются самки, не отличимые по окраске от самцов. На Мангышлаке, где в популяции плешанки сравнительно высока концентрация «гена белогорлости» (привнесенного за счет гибридизации с белогорлой O. hispanica aurita), встречаются самки с беловатой головой и почти чисто-белым горлом (см. рис. 36, второй ряд снизу). Это может служить доводом в пользу существования генетического полиморфизма окраски горла у самок (серогорлые — черногорлые, с одной стороны, и белогорлые «vittata» — с другой). У белогорлых самок, в отличие от самцов vittata, перья горла имеют темные (а не белые) основания.

3.2.1Б. Фенотипический состав популяций испанской каменки, аллопатричных по отношению к ареалу плешанки

Испанская каменка дает типичный пример дискретного генетического полиморфизма с клинальным изменением в процентном соотношении двух морф (aurita и stapazina) в широтном направлении (Vaurie, 1949; Mayr, Stresemann, 1950; Haffer, 1977a).

В Нахичеванской АССР в 1970 г. на территории около 4 кв. км нами учтено 85 самцов, из которых 68 (79,9 %) были черногорлыми и 17 (20,1 %) — белогорлыми. В 1975 г. в том же районе в небольшой выборке (21 самец) черногорлых было 13 (61,8 %). Среди учтенных за два года 106 самцов не отмечено ни одной особи с окраской, которая отличалась бы от типичной окраски черногорлой (stapazina) или белогорлой (aurita) морф.

В 1970 г. 22,3 % самцов морфы stapazina и 13,6 % морфы aurita имели не белую, а бурую окраску спины, иногда почти не отличавшуюся от таковой у самок. Перья спины у них лишены белых окончаний, т. е. это самцы первогодки, не сменившие к началу размножения свой первый годовой наряд. Рулевые у многих таких самцов имеют широкую черную предвершинную полосу (ювенильный признак) [12] и часто очень сильно обношены. Маховые перья серого, а не черного цвета (результат обнашивания и выгорания), т. е. не обновлялись с прошлого года. По данным М. В. Лоскота (1983), который также считает таких самцов первогодками, они составляют 28,6—41,7 % (в среднем — 32,2 %) от общего числа самцов в популяции. В наших выборках их доля равнялась 20,1 %.

Окраска самок в изученной нами популяции весьма изменчива. Изменчивость затрагивает такие признаки, как общий тон мантии, степень выраженности светлой «брови» (вплоть до полного ее отсутствия) и развития рыжеватого тона на груди, а также окраску горла (см. рис. 36) и ширину концевой черной полосы на хвосте.

По характеру окраски горла среди 54 самок, наблюдавшихся в 1970 г., можно назвать три категории: резко выделяющиеся белогорлые (33,3 %) и связанные континуальной изменчивостью серогорлые (40,7 %) — черногорлые (25,9 %). У белогорлых самок (как и у плешанки) горловые контурные перья имеют темные основания, в отличие от самцов aurita, у которых перья горла полностью депигментированы. Наши данные не дают каких-либо указаний на ассортативность скрещиваний: соотношение в числе пар, в которых самцы и самки имеют сходную или различную окраску горла, не отличается от случайного ($\chi^2=2{,}129$; $df=3$):

Самцы	Самцы		
	черногорлые	белогорлые	всего
Черногорлые	6(7,9) *	5(3,1)	11
Серогорлые	18(15,8)	4(6,2)	22
Белогорлые	9(9,3)	4(3,7)	13
Всего	33	13	46

* В скобках — теоретически ожидаемые частоты при случайном скрещивании.

[12] Ювенильный характер этого признака показан для Oenanthe leucopyga (Heim de Balsac, Mayaud, 1962).

3.2.1В. Фенотипический состав популяций в зонах контакта плешанки и испанской каменки

Анализ фенотипического состава гибридных популяций удобно начать с рассмотрения ситуации на п-ове Мангышлак, поскольку только в этом регионе самцы с фенотипом испанской каменки представлены лишь одной морфой — белогорлой aurita. Отличие таких самцов от самцов плешанки затрагивает три области контурного оперения (рис. 37).

1. Горло белое у aurita, черное (33—38 мм от основания клюва; Haffer, 1977а) — у плешанки.
2. Бока шеи белые у aurita, черные у плешанки.
3. Спина белая у aurita, черная у плешанки.

В качестве диагностических все эти признаки совершенно равноценны, так что видовая принадлежность самца может быть определена лишь по тройному их сочетанию.

Анализ промежуточных (гибридных) фенотипов позволяет предположить, что окраска спины (признак 3) и головы (признаки 1 и 2) наследуются независимо друг от друга. Что касается самих признаков 1 и 2, то они каким-то образом взаимосвязаны. Так, в нашей выборке отсутствуют особи с черным горлом, как у плешанки, и с белыми боками шеи, хотя обратное сочетание признаков (белое горло, черные бока шеи) вполне обычно.

Наблюдаемую картину можно удовлетворительно описать с помощью простой модели, приняв, что у каждого вида окраска горла и шеи детерминируется в каждом случае двумя сцепленными генетическими системами.

Обозначим систему, ответственную за окраску горла у aurita, символом «А» (доминантный «ген» [13]), а систему, ответственную за окраску белых боков шеи, — символом «в» (рецессивный «ген»), предположив, что эта пара «генов» попадает в каждую гамету. У плешанки черная окраска горла и боков шеи определяется соответственно сцепленными друг с другом рецессивной системой «а» и доминантной «В».

В этом случае гомозиготы АвАв будут иметь окраску головы и шеи, как у aurita; гомозиготы аВаВ получают окраску головы и шеи как у плешанки. Зато гетерозиготы АваВ будет иметь белую окраску горла (признак aurita) и черные бока шеи (признак плешанки). Как уже говорилось, и обе гомозиготы, и гетерозигота могут иметь как белую (признак aurita), так и черную (признак плешанки) спину.

Обозначим генетическую систему, ответственную за окраску спины, символами «С» (доминантный «ген» aurita) и «с» (рецессивный «ген» плешанки). Тогда гаметы генетически чистой aurita будут иметь сочетание «генов» АвС, гаметы генетически чистой плешанки — аВс. В первом поколении от их скрещивания все особи будут иметь генотип АаВвСс и фенотип «gaddi». При скрещивании этих гибридов F_1 друг с другом в потомстве F_2 получается 9 генотипов (ААввСС, ААввСс, ААввсс, АаВвСС, АаВвСс, ааВВСС, ааВВСс, ааВВсс), дающих шесть разных фенотипов в следующих пропорциях:

[13] Термин «ген» мы вводим условно для удобства изложения. В действительности каждая такая система может иметь как моногенную, так и достаточно сложную генетическую природу (см.: Серебровский, 1976).

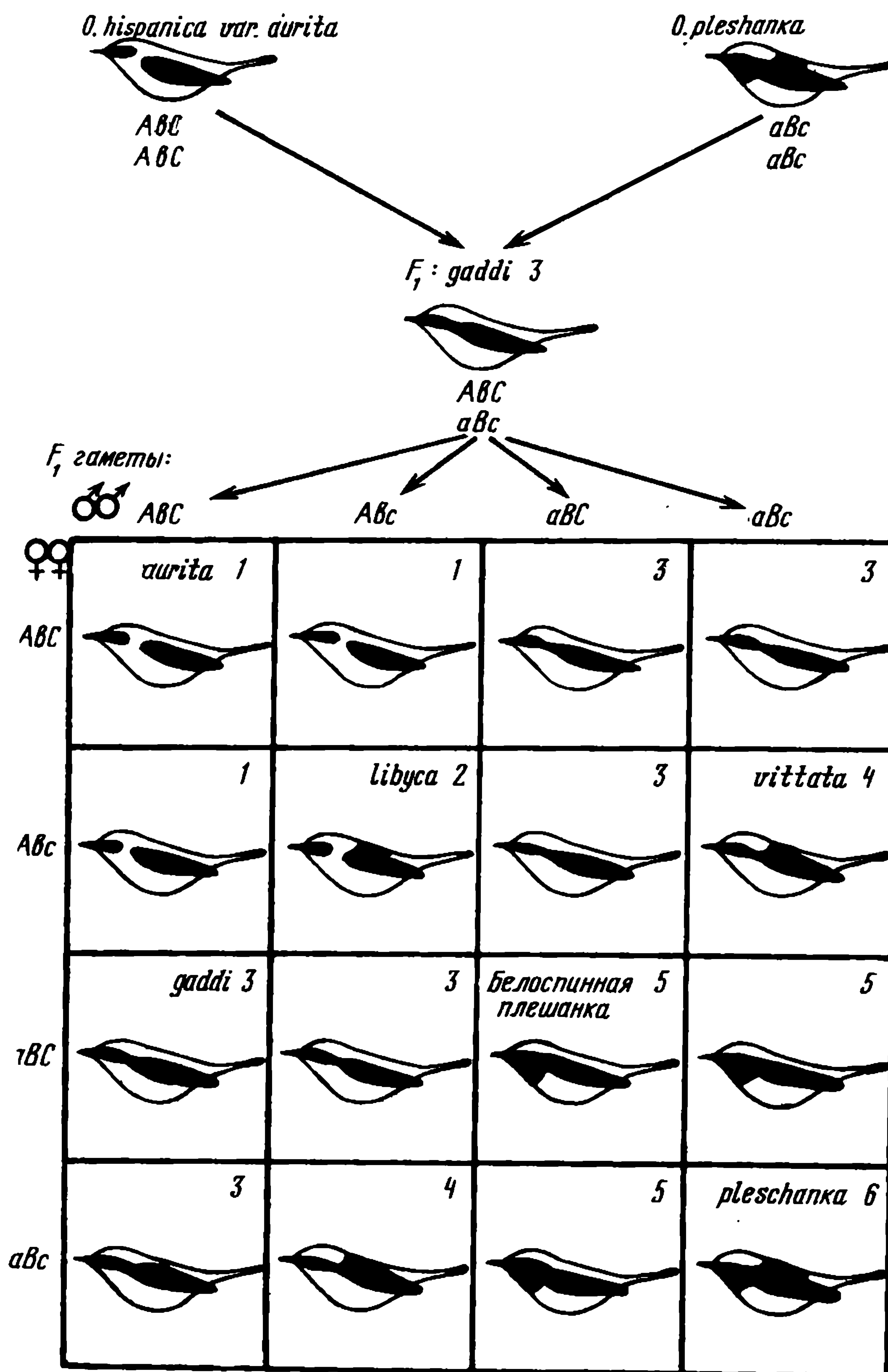


Рис. 37. Гипотетическая схема наследования окрасочных признаков в F_1 и F_2 при гибридизации Oenanthe pleschanka и O. hispanica var. aurita (см. текст)

1) фенотипически чистая aurita — 3 (генотипы АаввСС и ААввСс),
2) «libyca» — 1 (генотип ААввсс),
3) «gaddi» — 6 (генотипы АаВвСС и АаВвСс),
4) «vittata» — 2 (генотип АаВвсс),
5) «белоспинная плешанка» (Haffer, 1977a) — 3 (генотипы ааВВСС и ааВВСс),
6) фенотипически чистая плешанка — 1 (генотип ааВВсс).

Еще раз подчеркнем, что при любом другом предположении о характере доминирования качественная картина фенотипического состава в потомстве F_1 и F_2 останется той же. Изменятся только частоты фенотипов,

которые изображены под приведенными выше порядковыми номерами на рис. 37 [14].

Таким образом, легко видеть, что самцы с фенотипами родительских форм могут быть в действительности особями F_2. Будут получаться они не только при рассмотренном нами скрещивании между гибридными особями F_1, но и при многих других типах возвратных и межгибридных скрещиваний. Иными словами, фенотип aurita не должен быть «поглощен» более многочисленной плешанкой (как полагает Л. С. Степанян, 1983, с. 152), хотя со временем может оказаться утраченным в случае резких депрессий общей численности популяций в неблагоприятные годы.

Судя по рис. 38, в смешанной популяции Мангышлака действительно присутствуют все 6 фенотипов, которые возможны при скрещивании плешанки и белогорлой испанской каменки, плюс еще несколько промежуточных вариантов с неполной выраженностью тех или иных признаков окраски (например, лишь некоторые перья спины полностью или частично пигментированы).

Как и следует ожидать в продолжение предложенной выше схемы, наследования окрасочных признаков в гибридных популяциях, возникших в зонах контакта плешанки с полиморфными популяциями испанской каменки (aurita плюс stapazina), наряду с гибридными фенотипами 2—5 должны появляться и другие, например, черногорлые аналоги фенотипов gaddi и libyca. Иными словами, здесь можно ожидать присутствия трех исходных (родительских) и семи основных гибридных фенотипов, в сумме отвечающих 16 разным генотипам.

Анализ фенотипического состава гибридных популяций из северного Ирана (Haffer, 1977a) и с западного побережья Каспия (Панов, 1986; рис. 39—41) подтверждает все эти предсказания. Здесь мы находим фенотипы IIf по Ю. Хафферу (так называемые «transfuga»), IIb («черногорлая gaddi») и IIe («черногорлая libyca»). Преобладание в этих регионах черногорлых гибридных фенотипов над белогорлыми обязано тому, что здесь, в отличие от Мангышлака, в родительской популяции испанской каменки абсолютно доминирует численно черногорлая морфа stapazina (рис. 41, *а, б*).

Особо следует остановиться на фенотипе так называемой «белоспинной плешанки» по Ю. Хафферу, которая численно преобладает над всеми прочими фенотипами, несущими признаки обоих видов, и в северном Иране и по западному побережью Каспия. Доля этого (IIc) и близких к нему фенотипов (IId, IIb/d и др.) составляет 25—30 % в популяциях западного Прикаспия и до 44 % от общей численности популяции в гибридной зоне Эльбурса.

Хотя ряд авторов (Лоскот, 1976; Степанян, 1978) рассматривают этот фенотип как морфу испанской каменки, уже сам характер его географического распространения позволяет усомниться в справедливости такого заключения. Как видно на рис. 41, *г*, «белоспинная плешанка» вполне обычна в зоне симпатрии плешанки и испанской каменки по западному побережью Каспийского моря, становится крайне редкой в юго-западном Прикаспии, где гнездится испанская каменка и отсутствует плешанка, и вновь в изобилии появляется в центре зоны гибридизации

[14] Сходная картина фенотипического разнообразия получится, если предположить независимое наследование всех трех признаков. Из 8 фенотипов, которые в этом случае должны получиться в F_2, выявить визуально можно только 6, идентичных описанным выше.

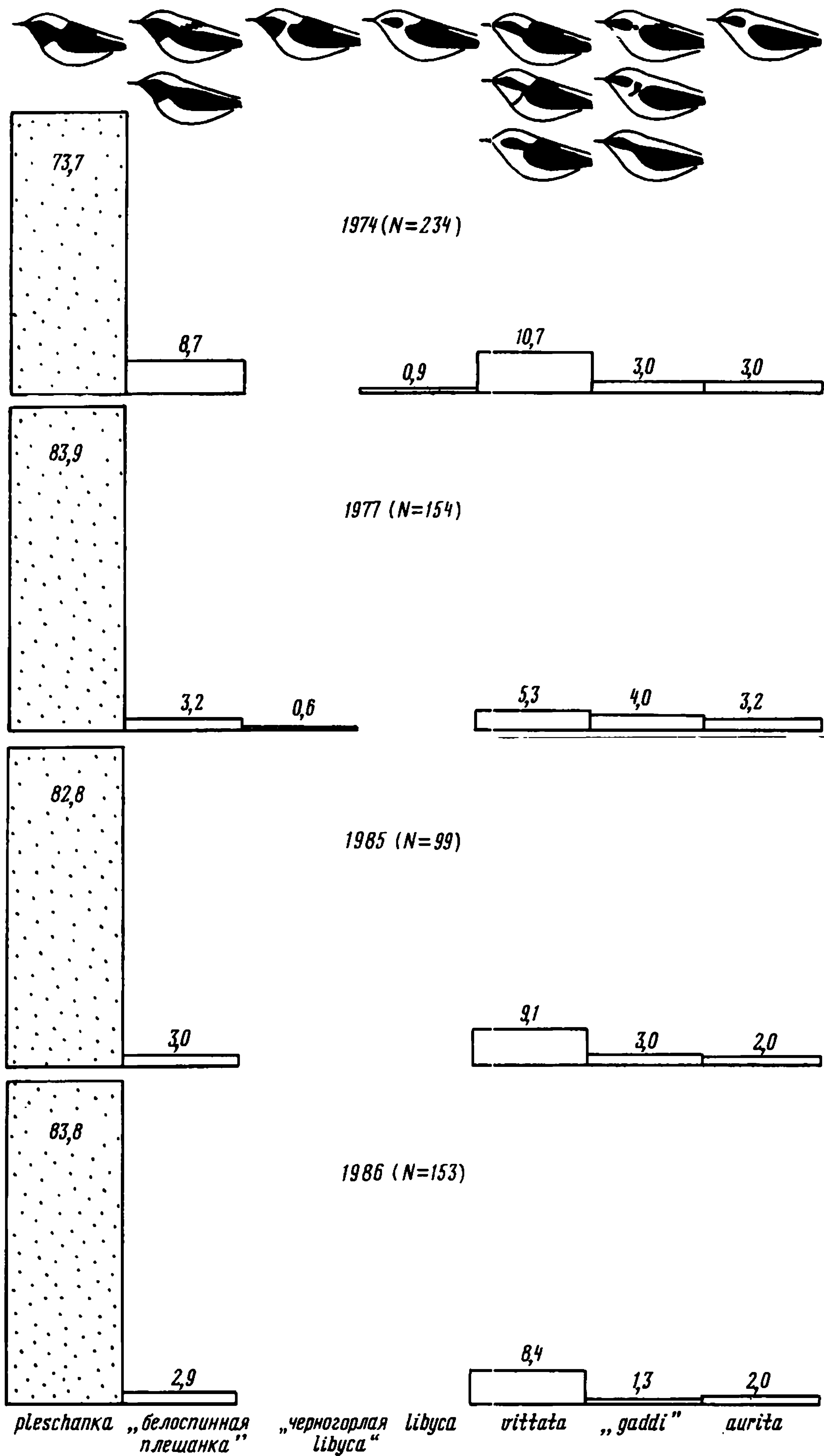


Рис. 38. Соотношение (в %) разных фенотипов в смешанной популяции плешанки и испанской каменки (самцы) на п-ове Мангышлак

Различия достоверны только при сравнении 1974 и 1986 гг. (критерий Колмогорова—Смирнова, $\lambda^2=1{,}08$, $P=0{,}05$). В 1974 г. материал собирали при работе на стационаре, в другие годы — методом маршрутных учетов. По материалам из: Панов, Иваницкий, 1975б (1974 г.); Лоскот, 1986 (1977 г.); данные автора (1985—1986 гг.)

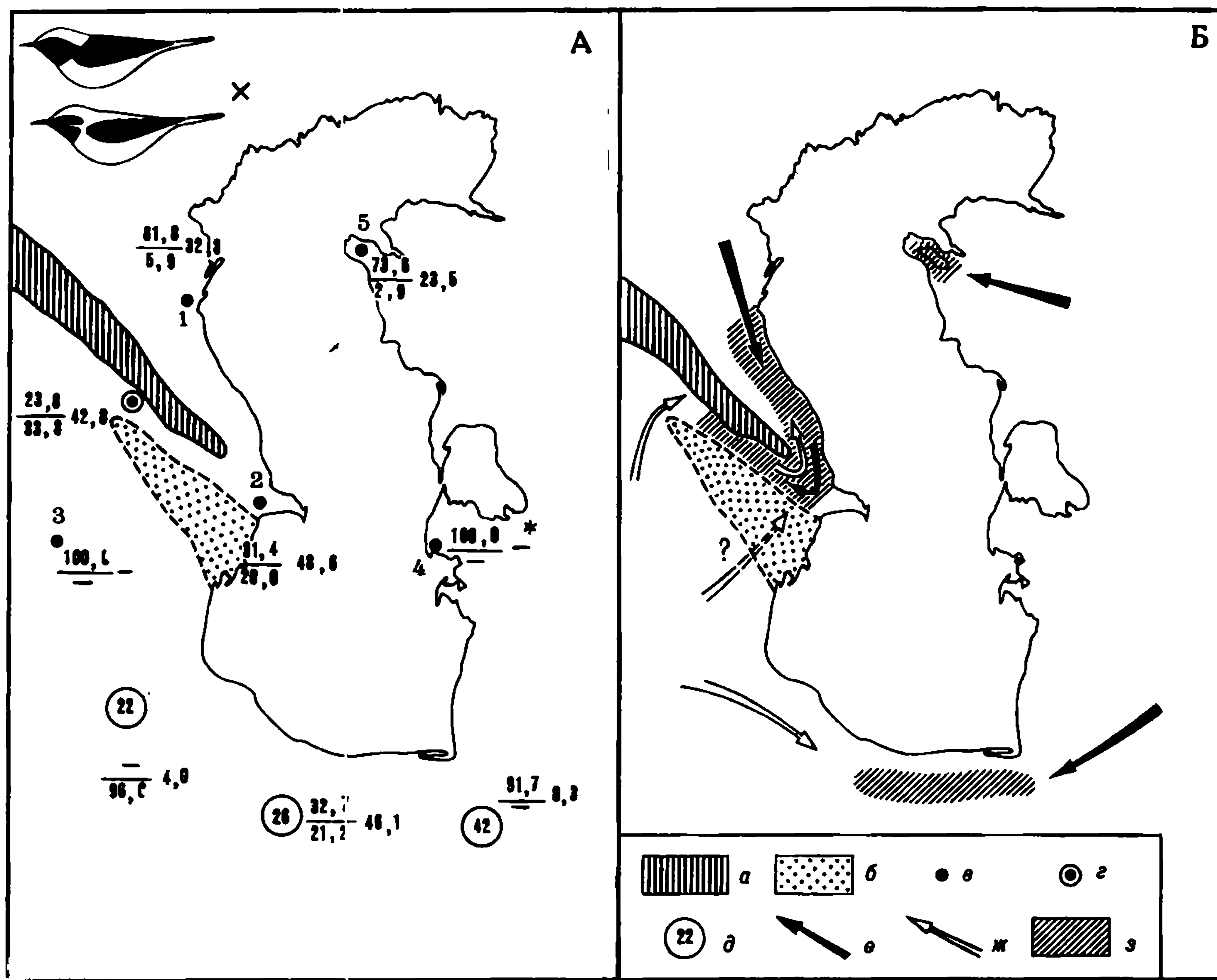


Рис. 39. Зоны контакта плешанки и испанской каменки в Прикаспии

А — процентное соотношение фенотипически чистых плешанок (числитель), испанских каменок (знаменатель) и промежуточных фенотипов (цифра справа). Звездочкой показано местонахождение одной особи с фенотипом vittata, составляющим севернее, на п-ове Мангышлак, 46,4 % от числа промежуточных фенотипов и 10,1 % от общей численности смешанной популяции (см. рис. 40); *Б* — вероятные пути расселения плешанки и испанской каменки. *а* — высокогорья Кавказа; *б* — низменности Азербайджана; *в* — точки, из которых получены данные автора (*1* — Махачкала, *2* — Баку, *3* — Нахичеванская АССР, *4* — Красноводск, *5* — Мангышлак); *г* — точка, исследованная В. М. Лоскотом (Кахи); *д* — номера точек из работы: Haffer, 1977; *е* — пути расселения плешанки; *ж* — пути расселения испанской каменки; *з* — области, где имеет место гибридизация. Из: Панов, 1986

этих видов в Эльбурсе. При дальнейшем движении к востоку и северо-востоку этот фенотип лишь изредка встречается в аллопатрическом ареале плешанки в северо-восточном Прикаспии, становясь достаточно обычным только в смешанной популяции Мангышлака. Все сказанное является, на наш взгляд, достаточно веским аргументом в пользу гибридного происхождения фенотипа «белоспинной плешанки». Вполне понятно и его эпизодическое присутствие в западном Копетдаге — в области, расположенной между гибридными зонами Эльбурса и Мангышлака (см. 3.2.1А). В этой связи единичные находки таких самцов в юго-западной Туркмении было бы опрометчиво расценивать в качестве свидетельства симпатрии в данном регионе плешанки и испанской каменки.

Окраска самок в зонах контакта и гибридизации плешанки и испанской каменки в целом отвечает характеру изменчивости в чистых популяциях этих видов. В популяции Мангышлака изменчивость самок усиливается, в частности, за счет того, что в числе заметно варьирующих

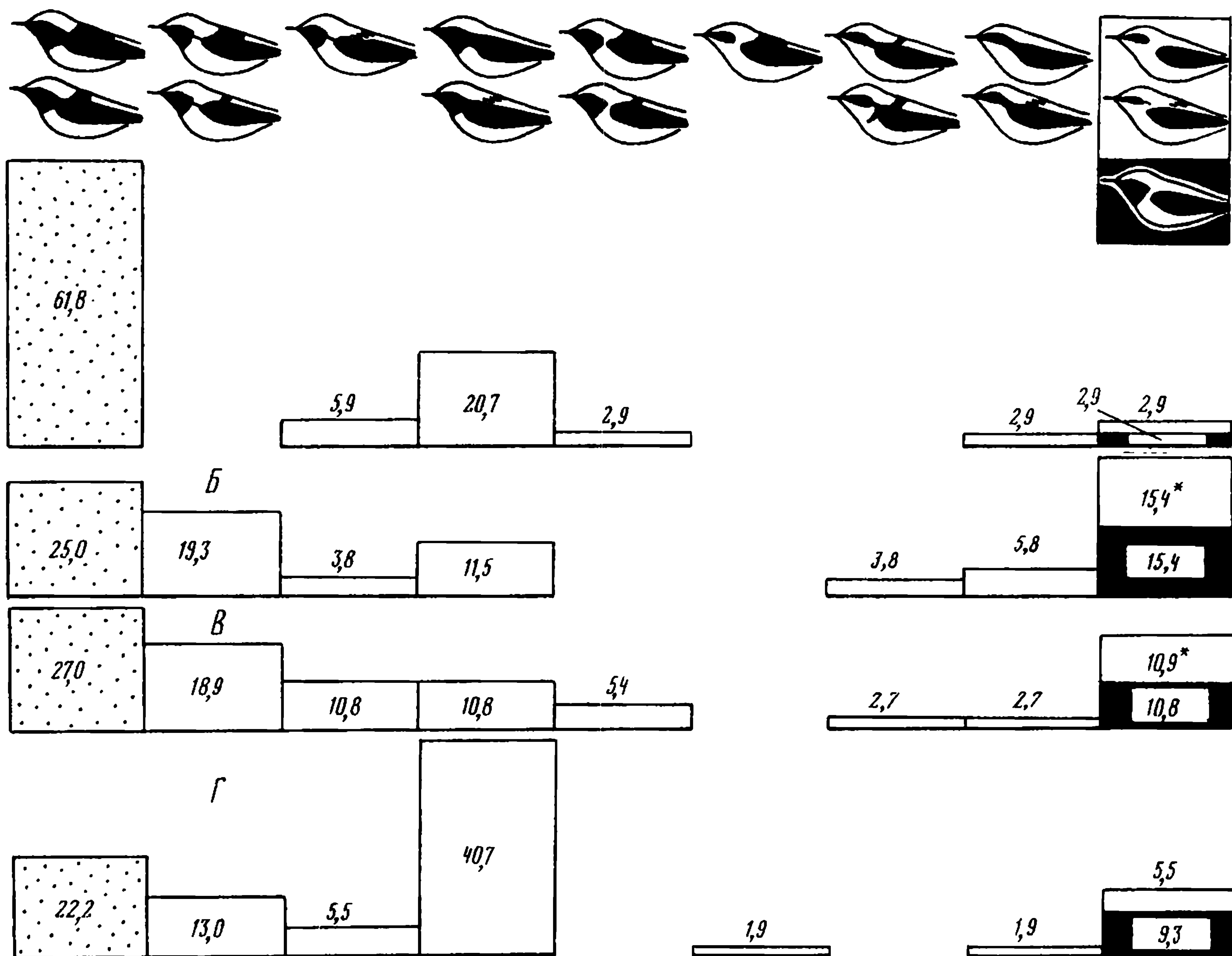


Рис. 40. Соотношение (в %) разных фенотипов в смешанных популяциях плешанки и испанской каменки (самцы) в западном и южном Прикаспии

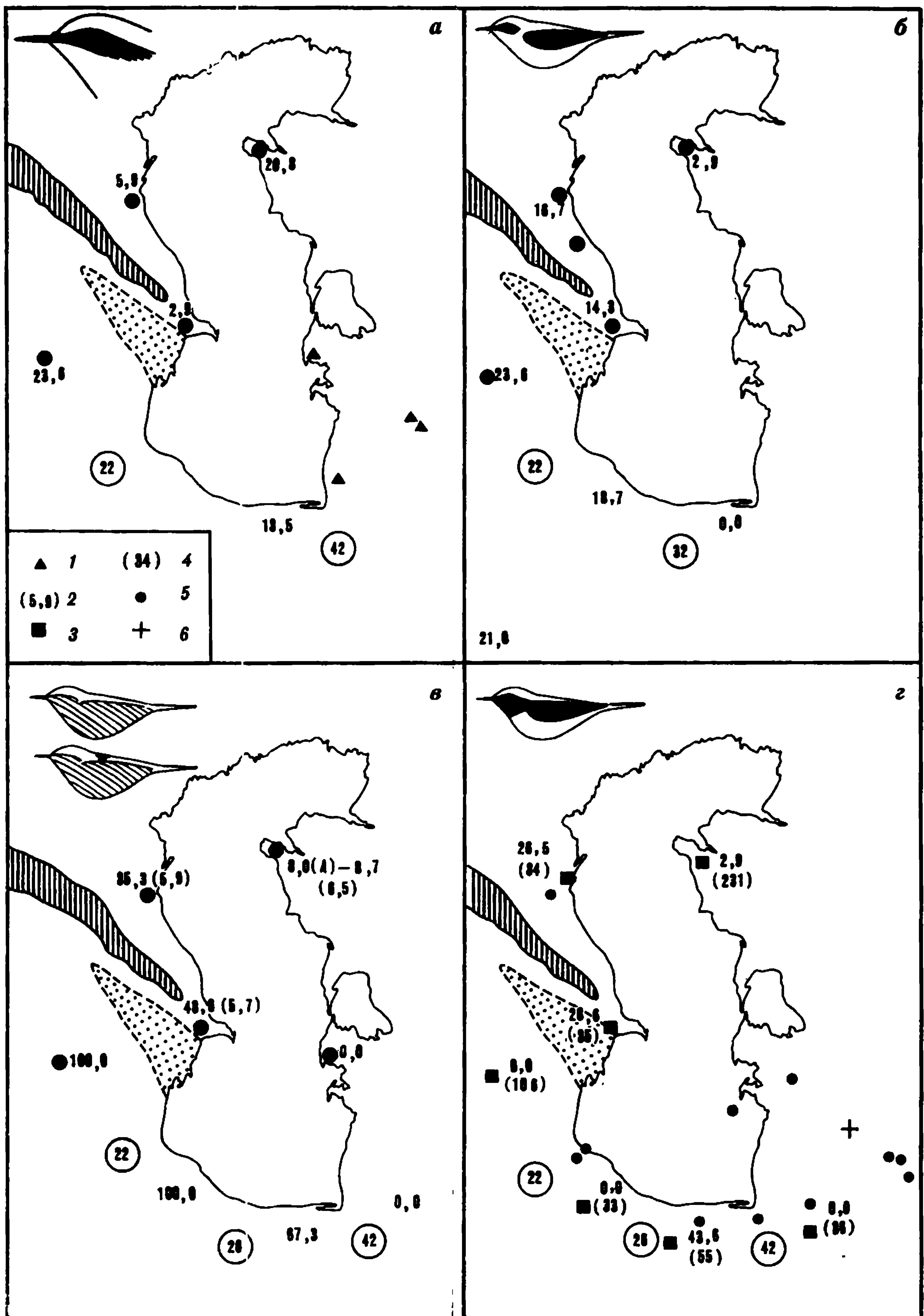
А — восточный Дагестан (окрестности Махачкалы); *Б* — северо-западный Азербайджан (Кахи); *В* — восточный Азербайджан (окрестности Баку: Гобустан); *Г* — северный Иран.

Обратите внимание на отсутствие во всех регионах самцов с выраженным фенотипом vittata. По материалам из: Haffer, 1977 (данные по центру зоны гибридизации между точками 28 и 42 включительно); Лоскот, 1986; Панов, 1986; неопубликованные данные автора и В. И. Грабовского

Рис. 41. Распределение разных фенотипов самцов (в % от общего числа наблюдавшихся в каждом данном регионе) и отдельных их фенотипических признаков в одновидовых и смешанных популяциях плешанки и испанской каменки в Прикаспии

а — признак «белогорлость»; *б* — фенотип aurtita; *в* — признак «белоспинность»; *г* — фенотип «белоспинной плешанки».

1 — единичные находки самцов фенотипа vittata на пролете и в гнездовой период; *2* — процент особей со слабым развитием черноты на белой спине (сверх тех белоспинных самцов, доля которых оценивается стоящими левее цифрами без скобок); *3* — районы, подвергавшиеся тщательным исследованиям; *4* — общее количество (100 %) наблюдавшихся в данном регионе самцов, от числа которых вычислялась доля «белоспинных плешанок»; *5* — единичные находки «белоспинных плешанок»; *6* — район пос. Кара-Кала, где найдено несколько самцов с фенотипом «белоспинной плешанки». Из: Панов, 1986, с сокращениями


а
б
в
г
1
2
3
4
5
6
22
28
42
(231)
43,6
(55)

признаков здесь, помимо окраски горла и хвоста, оказывается также окраска лба и темени (см. рис. 36) [15]. Что касается тех двух признаков, которые предлагаются для диагностики самок плешанки (3.2.1А), то их непостоянство в данной популяции не позволяет сколько-нибудь надежно определить видовую принадлежность и степень генетической чистоты большинства экземпляров. Заметим лишь, что из трех самок, поочередно находившихся в паре с одним и тем же самцом фенотипа O. hispanica var. aurita (Панов, Иваницкий, 1975б), по крайней мере у двух обнаруживаются признаки, предлагаемые в качестве диагностических для самок плешанки.

В этой связи любопытно отметить, что в мангышлакской популяции не обнаружено достоверных различий между средними показателями ширины яиц в кладках самок, имеющих своими партнерами самцов разных фенотипов. Средняя ширина яиц по всей выборке из этого региона ($15{,}0 \pm 0{,}06$, $n=54$) соответствует средним из чистых популяций плешанки ($15{,}0 \pm 0{,}05$, $n=134$), но достоверно ($t=4{,}75$; $P<0{,}001$) отличается по этому признаку от ближайшей чистой популяции испанской каменки из Закавказья ($15{,}4 \pm 0{,}05$, $n=21$). Все это дает основания допустить, что здесь мы имеем дело с панмиктической популяцией, в которой доминируют генетические свойства плешанки (см. также 3.2.3Б). Анализ состава брачных пар не позволил выявить тенденций к ассортативному скрещиванию между самцами и самками каких-либо определенных фенотипов (табл. 11).

Таблица 11

Окраска самцов и самок в 119 парах из гибридной популяции зоны вторичного контакта плешанки и испанской каменки на п-ве Мангышлак (в скобках — теоретически ожидаемые величины) (из: Панов, Иваницкий, 1975б)

Самцы	Самки			
	черногорлые	серогорлые	белогорлые	всего
O. pleschanka и другие черногорлые фенотипы	17(14,0)	50(50,0)	26(28,9)	93
vittata / O. hispanica+gaddi	$\frac{—}{1}$ 1(3,9)	$\frac{8}{6}$ 14(13,8)	$\frac{4}{7}$ 11(8,1)	$\frac{12}{14}$
Всего	18	64	37	119

В другой исследованной нами зоне контакта и гибридизации, локализованной вдоль западного побережья Каспийского моря, фенотипическое разнообразие в окраске самцов в целом соответствует описанному Ю. Хаффером (Haffer, 1977а) для северного Ирана (см. рис. 40). Концентрация тех или иных фенотипов на находящемся под наблюдением участке может заметно варьировать из года в год. Например, в 1986 г. доля белогорлых самцов составляла на склонах горы Беюк-Даш (Гобустан, окрестности Баку) 2,9 %, а в 1987 г. выросла до 16,3 % — в основном за счет появления 3 новых самцов-первогодков. Хотя мы условно обозначаем этот регион как «зону перекрывания и гибридизации», большинство

[15] Высокая доля «светлоголовых» самок (от 20 до 40 % в разные годы в этом регионе) может быть обусловлена не только (а, может быть, не столько) генетическими, сколько демографическими факторами, указывая на медленное обновление популяции и на преобладание среди гнездящихся птиц особей старших возрастных групп.

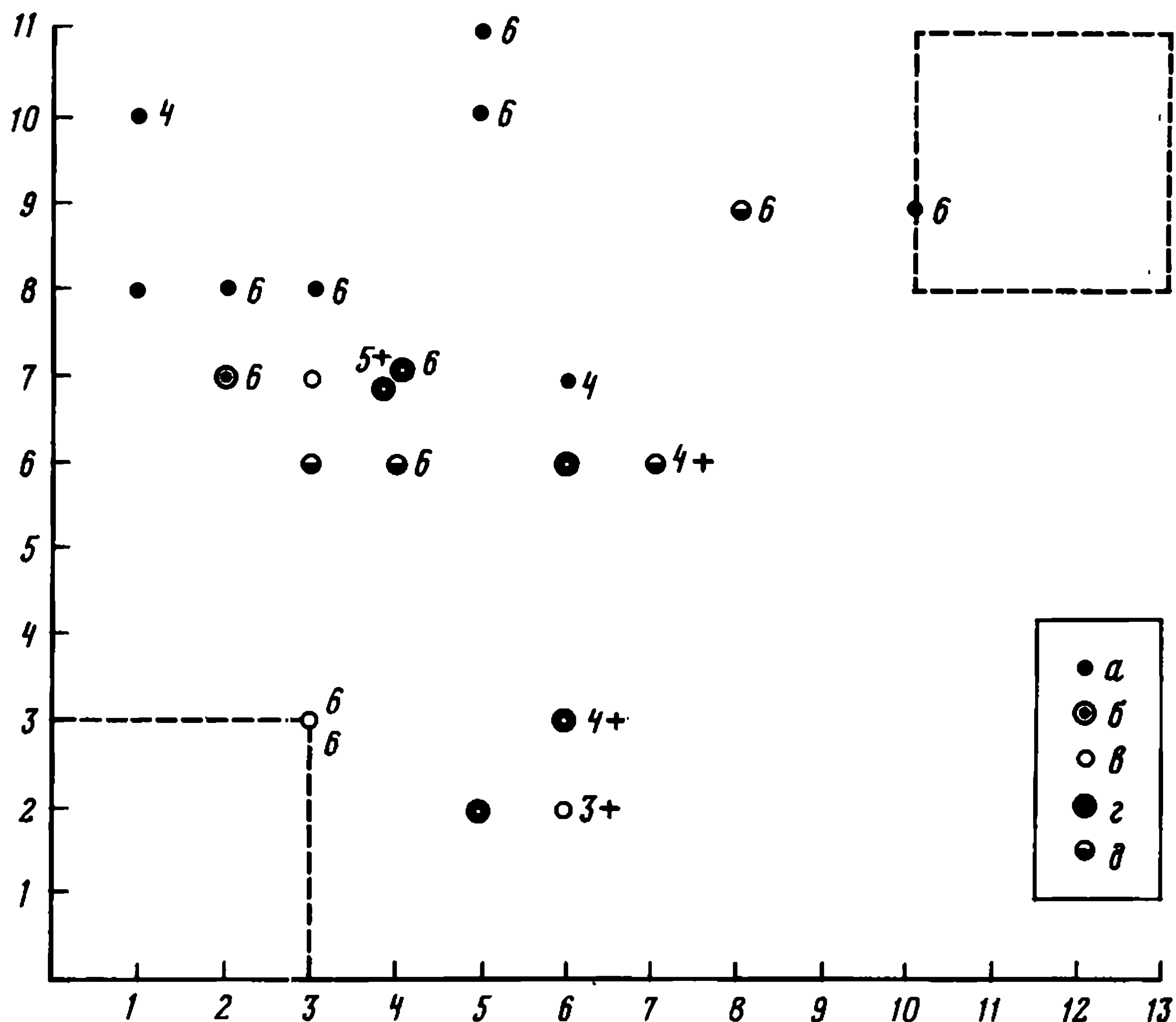


Рис. 42. Состав размножающихся пар и их плодовитость в смешанной популяции плешанки и испанской каменки в Гобустане (Азербайджан, окрестности Баку)

По оси абсцисс — гибридные индексы самцов, по оси ординат — самок. Пунктиром оконтурены области нормального размаха изменчивости в чистых популяциях испанской каменки (слева внизу) и плешанки (справа вверху). Можно видеть, что в популяции всецело доминируют промежуточные фенотипы. При этом ассортативность скрещиваний отсутствует (коэффициент корреляции между значениями индексов для самцов и для самок $r = -0{,}073$). Символами (*а*—*д*) показаны фенотипы самцов, цифра рядом с символом — величина кладки данной пары.

а — фенотипическая pleschanka; *б* — то же, с явными признаками гибридного происхождения; *в* — фенотипическая hispanica; *г* — то же, с явными признаками гибридного происхождения; *д* — фенотипы, промежуточные между pleschanka и hispanica. По материалам автора и В. И. Грабовского

самцов, по первому впечатлению относящихся к одной или другой родительской форме, по сумме признаков занимают промежуточное положение между ними (рис. 42). Изменчивость окраски самок весьма значительна, хотя и не в такой мере, как на п-ве Мангышлак, прежде всего в силу очень невысокой доли светлоголовых самок (менее 5 %). По одному метрическому признаку (расстояние между концом первого махового и концом самого длинного из кроющих кисти) и самки, и самцы уклоняются в сторону O. hispanica и достоверно отличаются от птиц с п-ова Мангышлак, соответствующих по данному признаку диагнозу O. pleschanka (соответственно $1{,}2 \pm 0{,}3$ мм и $-0{,}2 \pm 0{,}4$ мм[16] у самок, $0{,}82 \pm 0{,}2$ мм и $-1{,}5 \pm \pm 0{,}5$ мм у самцов; $t = 4{,}6$ и $2{,}2$, $P < 0{,}001$ и $< 0{,}05$). Однако по признаку ширины яиц ($14{,}6 \pm 0{,}08$) популяция Гобустана ближе к плешанке, нежели к испанской каменке. Как видно на рис. 42, на нашем материале из популяции Гобустана не выявляется даже тенденции к ассортативному скрещиванию.

[16] О диагностическом значении этого признака см.: (Haffer, 1977a, с. 16—17). Знак «минус» обозначает, что первое маховое короче кроющих кисти.

3.2.2. Сравнительный анализ поведения плешанки и испанской каменки

Сопоставление особенностей поведения плешанки и испанской каменки позволило выявить целый спектр межвидовых различий в интегральных схемах пространственной организации популяций, в структуре социальных взаимодействий, в репертуарах сигнальных средств и в способах оперирования гомологичными сигналами (Панов, 1978).

3.2.2А. Особенности социальных взаимоотношений в популяциях плешанки и испанской каменки

В самой общей схеме характер социальных взаимодействий в ходе репродуктивного цикла (распределение территорий, образование пар, подготовка к копуляции и т. д.) у интересующих нас видов соответствует описанию, приведенному в разделе 3.1.2. Однако существует и определенная специфика в социальном поведении испанской каменки и плешанки, в соответствии с которой эти виды заметно отличаются как от рассмотренной выше группы черных каменок, так и друг от друга.

По сравнению с черными каменками для них характерно снижение межиндивидуальной агрессивности и соответственно строгости территориальных запретов во взаимоотношениях самцов. У самок территориальное поведение еще более редуцировано — вплоть до полной его утраты у самок плешанки. Все это приводит к возможности образования рыхлых группировок особей в период миграций, к снижению интенсивности и продолжительности конфликтов в период распределения территорий, к уменьшению частоты патрулирования границ индивидуального участка и даже к исчезновению четко регламентированных пограничных рубежей между соседними территориями. Названные тенденции в той или иной степени наблюдаются у испанской каменки и достигают максимального выражения у плешанки.

Пространственные отношения в популяциях испанской каменки

Во время весенних миграций локальные скопления самцов возможны (см. также: Лоскот, 1983, с. 82), но не являются правилом. Мигрирующие самцы не охраняют временных территорий, а лишь придерживаются индивидуальных дистанций. В период распределения территорий наблюдаются длительные (продолжительностью до 5,5 ч) конфликты. Их характерная особенность — многократные совместные полеты конфликтующих самцов и высоко экспрессивное демонстративное поведение. В ходе подобных конфликтов нормой являются продолжительные драки между самцами. Сразу же после прилета самцы занимают индивидуальные территории, площадь которых в восточном Закавказье не бывает меньше 1 га (Panow, 1974, Abb, 56), составляя в среднем 1,70—2,12 га (Панов, 1978; Лоскот, 1983).

В период между занятием участков самцами и прилетом самок границы территорий достаточно явственно выражены и активно охраняются хозяином, не допускающим залетов соседей на свой участок. Нередко наблюдается одновременное патрулирование двумя самцами-соседями определенных отрезков границы, разделяющей их территории. Локализация мест этих взаимодействий регламентирована в ходе предыдущих

систематических встреч таких самцов на их общей границе. Хозяин территории совершает саморекламирующие полеты обычно лишь над своим участком, не вылетая за его пределы (чему способствует значительная величина территории). Охраняется, таким образом, трехмерное пространство.

В момент появления самки на территории холостого самца возможны залеты сюда самцов-соседей, но в таких случаях самец прекращает взаимодействия с самкой и сразу же изгоняет пришельца (см. также: Лоскот, 1983, с. 88). После образования пары может произойти изменение конфигурации границ территории, поскольку самец большую часть времени проводит в той части своего первоначального участка, где теперь сконцентрирована активность самки. Часть ранее охранявшихся угодий теперь не охраняется, что нередко приводит к уменьшению площади территории (в среднем до 0,95 га; Лоскот, 1983). Интенсивность территориального поведения самцов с этого времени резко снижается (Панов, 1984, с. 185).

Самки испанской каменки редко вступают в территориальные конфликты, так что их участие в охране территории пары совершенно не сопоставимо с тем, что мы видим у черных каменок и, особенно, у черношейной каменки O.finschii. Однако по крайней мере в одном случае конфликт между двумя самками продолжался более суток и включал в себя множество свирепых драк в воздухе и на земле.

Пространственные отношения в популяциях плешанки

В период весенних миграций скопления самцов представляют собой совершенно обычное явление. Особи, находящиеся в сфере взаимной видимости, как правило, индифферентны по отношению друг к другу. Эта социальная индифферентность ярко проявляется и позже, в начале репродуктивного цикла, в регионах с низкой численностью плешанки. В таких местах (западный и центральный Копетдаг, окрестности Красноводска) самцы в норме занимают индивидуальные участки вне сферы взаимной видимости, не образуя локальных демов. В подобной ситуации какое-либо территориальное поведение, естественно, полностью отсутствует. Напротив, в регионах с высокой численностью гнездящихся плешанок они могут формировать весьма плотные поселения. И здесь, однако, территории обычно не имеют четко регламентированных границ, так что участки обитания соседствующих самцов широко перекрываются. Сердцевинные зоны этих участков обитания невелики: средняя их площадь на п-ове Мангышлак составляла всего 0,3 га, т. е. была втрое меньше, чем в достаточно плотной популяции испанской каменки в Нахичеванской АССР (Панов, Иваницкий, 1975а). Меньший размер территорий плешанки по сравнению с испанской каменкой отмечает и В. М. Лоскот (1983, с. 91).

В местах с высокой плотностью населения самцы во время саморекламирующих полетов постоянно летают над несколькими соседними территориями, не вызывая антагонизма со стороны их хозяев. В период выкармливания птенцов плешанки могут регулярно собирать корм далеко за пределами собственных гнездовых участков, летая за ним через участки своих соседей. Таким образом, у этого вида охраняемое самцом пространство является скорее двумерным, а не трехмерным, как у испанской каменки.

В момент образования пары на ее участок в норме вторгаются особи с соседних территорий (чаще самцы, иногда самки, подчас оба

члена соседней пары плюс холостой самец). Хотя самец-хозяин пытается конфликтовать с пришлым самцом, это обычно не приводит к изгнанию последнего, и оба конкурента подолгу преследуют самку. Для самки присутствие двух конфликтующих самцов не является стрессовой ситуацией, и она не прячется в норы до момента изгнания пришельца, как это делает самка испанской каменки. У самок плешанки какое-либо территориальное поведение полностью отсутствует, что иногда приводит к образованию полигинных трио (Панов, Иваницкий, 1975а).

Различия в уровне агрессивности и соответственно в особенностях пространственной структуры популяций испанской каменки и плешанки являются, вероятно, важными факторами, определяющими специфику образования пар у этих видов.

3.2.2Б. Структурный анализ сигнального поведения испанской каменки и плешанки

Моторика сигнального поведения испанской каменки и плешанки подробно рассмотрена нами ранее (Панов, 1978, IV. 1), и здесь мы коснемся лишь наиболее принципиальных моментов. Наборы демонстративных поз у самцов обоих видов в качественном отношении чрезвычайно сходны (рис. 43). Вместе с тем существуют несомненные количественные различия в частоте использования тех или иных поз самцами испанской каменки и плешанки. На рис. 44 показаны некоторые важные элементы из континуума моторных реакций плешанки, а на рис. 45 — те характерные позы испанской каменки, которые определяют своеобразие ее визуальной сигнализации, будучи редкими или практически отсутствующими у плешанки. Следует подчеркнуть, что даже в том случае, когда моторные и вегетативные компоненты гомологичных поз этих видов практически идентичны, суммарный оптический эффект может быть весьма неодинаков благодаря резким различиям в окраске самцов.

Общая схема локомоторного поведения рассматриваемых видов сходна с таковой у черных каменок (см. 3.1.2Б), однако передвижение шагом используется редко — лишь при самых высоких уровнях активации (при демонстрации самцом самке потенциальных гнездовых убежищ в начальные моменты образования пар, перед «садкой» самца при его копуляциях вхолостую с неодушевленными объектами и т. д.). В сходных ситуациях элементы третьего типа наземной локомоции (скользящего бега) имеют место у испанской каменки, но почти полностью редуцированы у плешанки.

В воздушной локомоции в грубой схеме выделяются те же пять типов, что и у черных каменок. Отличия состоят в том, что полет «свечой» у испанской каменки и плешанки сохраняет основные особенности повседневного полета, а полет прыжками характеризуется более длинными «петлями». У обоих этих видов порог проявления реакции «полет прыжками» наиболее низок среди всех изученных нами видов каменок, так что эта реакция используется в очень широком спектре ситуаций (в основном самцами, но иногда и самками) (см.: Панов, 1978, с. 179).

Наиболее существенное различие в локомоторном поведении испанской каменки и плешанки состоит в том, что во временнóм бюджете самцов первого вида саморекламирующие полеты свечой занимают гораздо большее место, чем у самцов второго. По данным 26 ч наблюдений за двумя самцами испанской каменки и 49 ч — за 28 самцами плешанки, средняя частота этого полета составляет соответственно 3,2 и 0,08 на одного самца

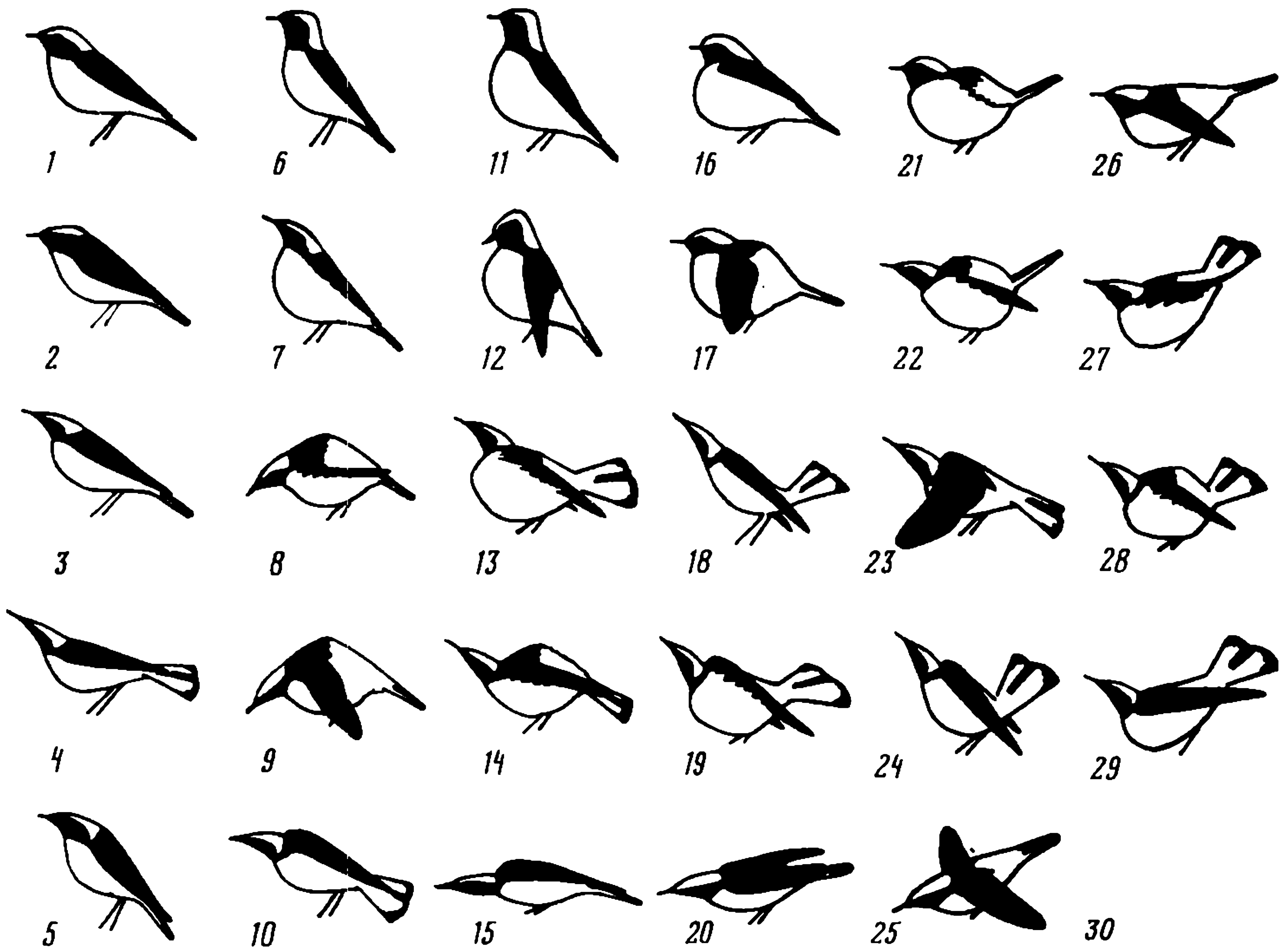


Рис. 43. Структурные единицы первого уровня организации сигнального поведения плешанки (моторные и вегетативные реакции)

Условно выделенные 30 «поз» объединены в многомерный континуум. Поза *30*, непосредственно предшествующая садке, не наблюдалась. По аналогии с другими видами каменок она должна объединять признаки поз *24—29* и позы *25* (трепетание крыльями). Континуум поз испанской каменки не отличается принципиально от изображенного на этом рисунке. Из: Панов, 1978

в час. Эти различия накладывают свой отпечаток на всю структуру коммуникации у каждого из этих видов, в том числе и на специфику формирования пар.

Более подробно остановимся на структурном анализе вокализации испанской каменки и плешанки. Поскольку в структуре вокальной сигнализации этих видов наблюдается полная гомология, перечни звуковых сигналов будут одинаковые для обоих видов, хотя физические характеристики сигналов внутри гомологичных пар в большинстве случаев заметно различаются.

Богатство вокализации у обоих рассматриваемых видов обязано сложной комбинаторике нескольких относительно стереотипных исходных элементов и многих других, широко варьирующих по своим физическим характеристикам. Элементы с относительно постоянной физической структурой функционально выступают в большинстве случаев в качестве так называемых позывок, хотя нередко в разных сочетаниях входят в состав протяженных во времени сложных конструкций, традиционно именуемых песнями. Здесь стереотипные элементы присутствуют наравне с множеством других, широко изменчивых, которые принято называть нотами. Эти ноты объединяются в так называемые «фразы» (Shiovitz, 1975), причем для каждого самца характерен свой индивидуальный набор нот и фраз, лишь частично варьирующих от песни к песне.

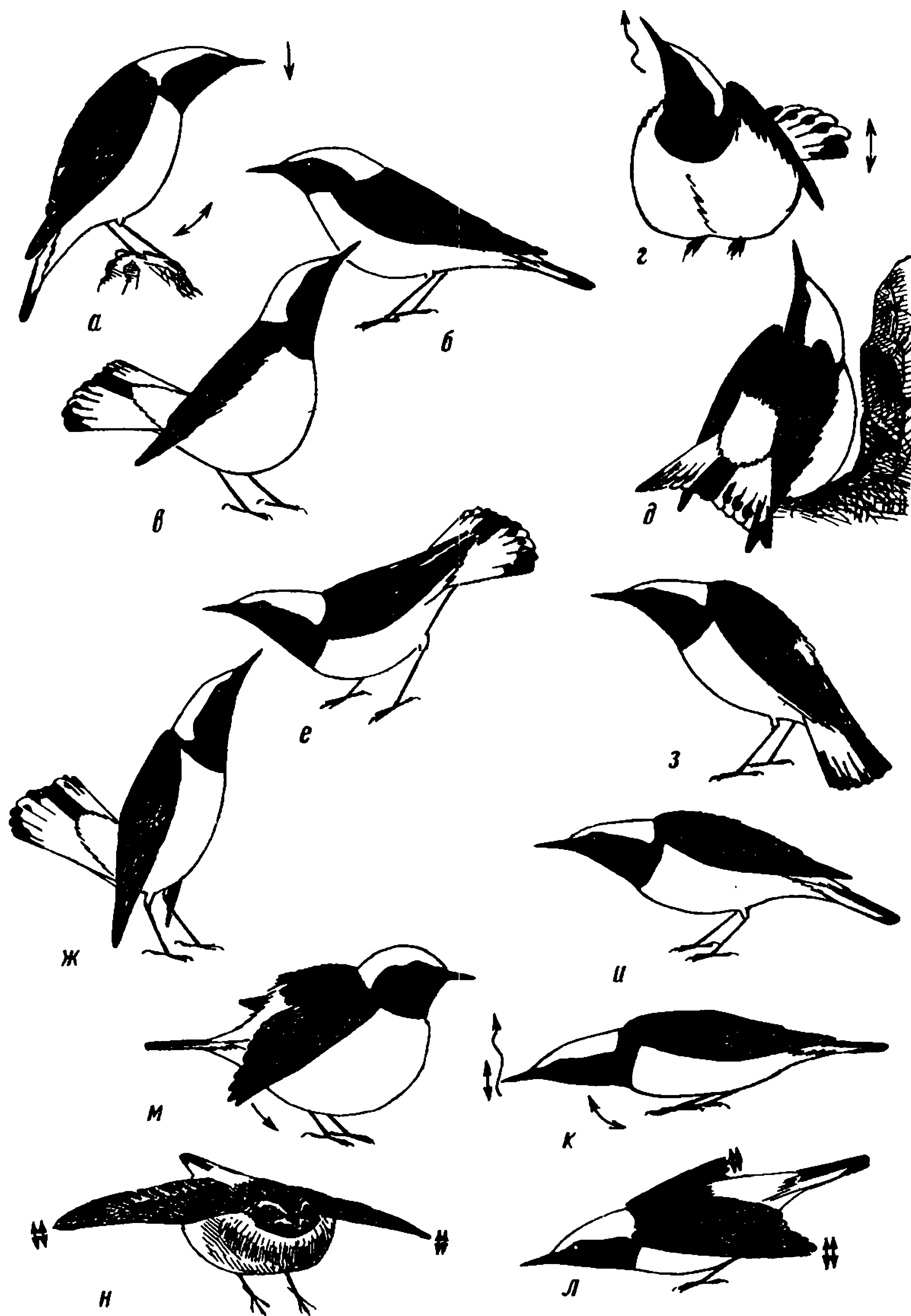


Рис. 44. Функциональные (контекстуальные) связи некоторых поз из репертуара визуальной сигнализации плешанки O. pleschanka

а — поза при исполнении песни типа 2 (как правило, холостым самцом); *б, в* — элементы агонистического поведения при территориальных конфликтах; *г, д* — демонстрации при образовании пары; *е, ж* — позы самца при посадках во время и после полета прыжками; *з, и* — связующие элементы между позами типа *б, г, е* и демонстрациями в прелюдии совместного замедленного полета половых партнеров (*к, л*). Позы *з—к* обычны также на заключительных этапах формирования пары; *м* — поза самца в предсовокупительных ситуациях; *н* — поза самки, готовой к копуляции

Помимо двух рассмотренных классов элементов в вокальном репертуаре обоих видов важное место занимают имитации голосов других видов птиц. Рассмотрим последовательно каждую из трех упомянутых категорий вокальных сигналов более подробно.

Среди относительно стереотипных элементов можно выделить следующие пять основных типов.

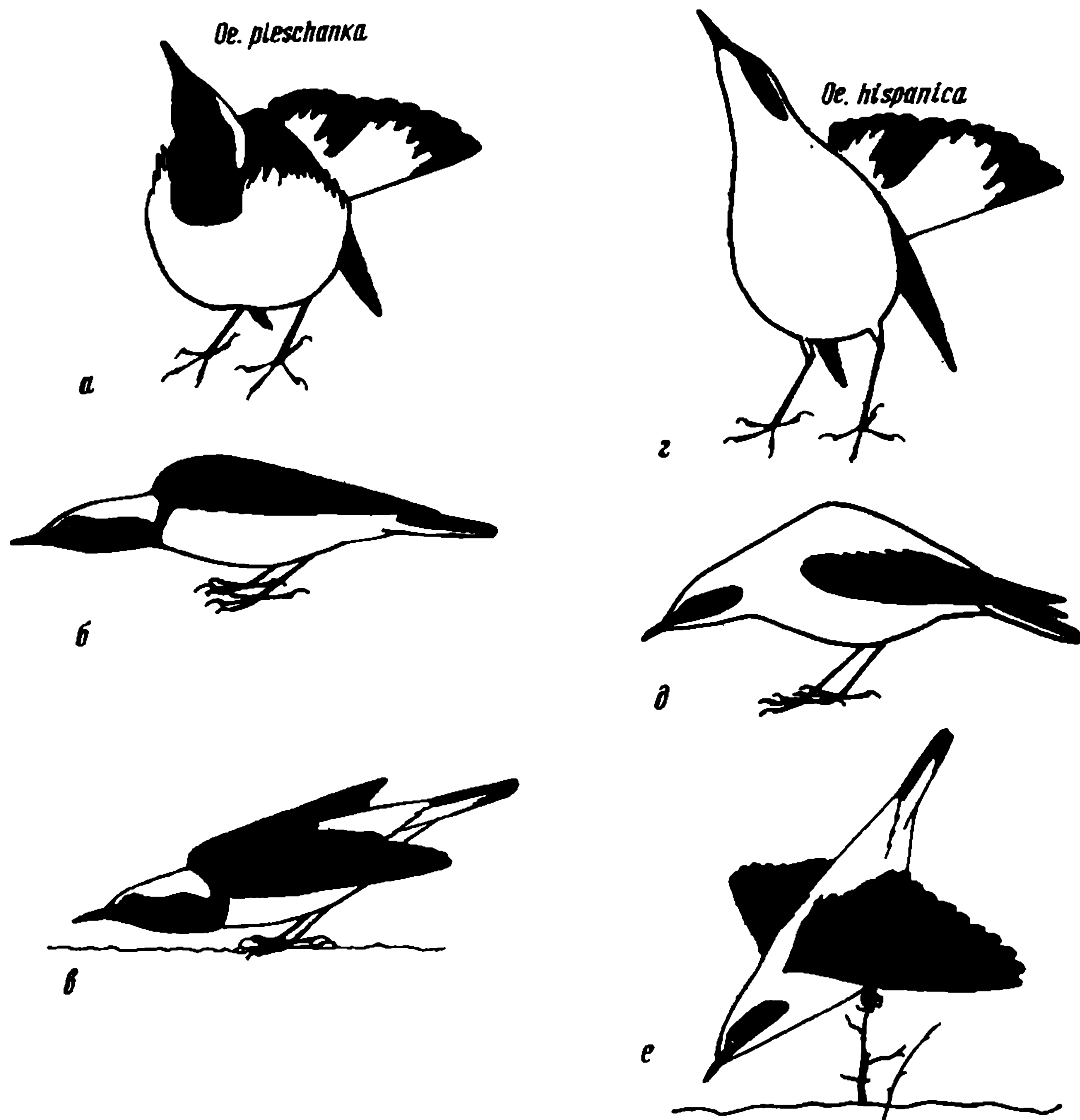
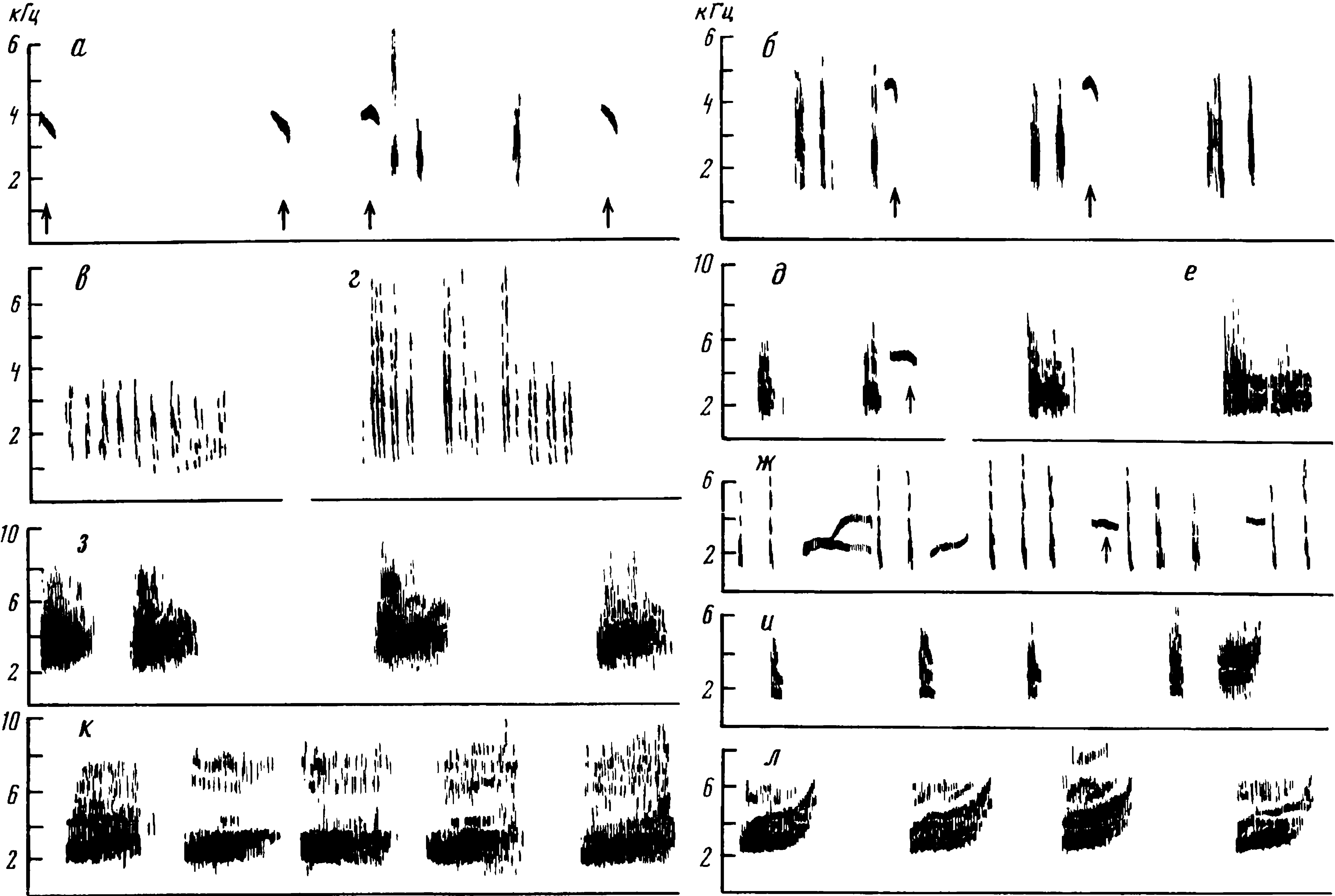


Рис. 45. Наиболее существенные различия в сигнализации позами у самцов плешанки (*а—в*) и испанской каменки (*г—е*)

При демонстрации самкам потенциальных убежищ для гнезда во время формирования пар (*а, г*); при сближении с самкой вплотную на стадии консолидации пары (*б, д*); перед совместным замедленным полетом половых партнеров (*в, е* — см. текст). Из: Панов, 1978

1. Глухой щелчок — храпение. Этот класс элементов представляет собой континуум, включающий в себя широкополосные шумовые звуки различной длительности. а. Наиболее короткие из них — это «щелчки» длительностью 6—24 мс, служащие организующими структурными элементами песни типа 2 (см. ниже и рис. 46, *ж*). б. Более длинные щелчки (30—100 мс), произносимые обычно по нескольку кряду, используются в самых различных ситуациях на протяжении всего года взрослыми особями обоих полов (перед взлетом и при посадке, при появлении незнакомого объекта или наблюдателя, в самых разных типах социальных взаимодействий), а также птенцами и слетками O. pleschanka (рис. 46, *и*). Будучи объединенными в длинные гомотипические серии или гетеротипические секвенции с сигналами типа 5 (см. ниже), они используются особями обоих полов в качестве тревожного сигнала при появлении опасности около их гнезда или в месте локализации выводка (рис. 45, *а, б, д*). в. Более продолжительные варианты (храпение — рис. 46,*е*) с максимальной длительностью порядка 120—650 мс наблюдаются у особей обоих полов в ситуациях дискомфорта (таков, например, сигнал бедствия при взятии птицы в руки), а также во многих других случаях при повышении общего уровня активации. К этому же типу относятся повседневные позывки птенцов и слетков O. hispanica (рис. 46, *з*).



кГц
а
б
в
г
д
е
ж
з
и
к
л

2. Дребезжание. Широкополосный шумовой сигнал, сходный по частотным характеристикам и по длительности с сигналами типа 1 (табл. 12, 13). Характерное отличие — переброс основной энергии из низкочастотных в высокочастотные области спектра к концу сигнала, особенно у плешанки (рис. 46, *и, л*). Исходно — ювенильный сигнал, используемый птенцами при выпрашивании корма у родителей. У взрослых самцов может присутствовать в составе позывок при самых разных взаимодействиях с самкой, а также является составным элементом одного из типов песни (см. ниже и рис. 47, *а*). У испанской каменки, в отличие от плешанки, имеется тоновый вариант этого шумового по происхождению сигнала (см.: Панов, 1978, с. 254, рис. 47, *в*). Характер использования тонового сигнала взрослыми самцами тот же, что и шумового сигнала 2.

3. Треск. Гомотипическая серия очень коротких широкополосных посылок длительностью порядка 10 мс каждый. Обычно серия включает в себя не более 20 таких посылок с паузами между ними от 10 до 120 мс. Часто внутри серии посылки объединены попарно (реже — по три) в более плотные пачки (рис. 47, *в, г*). Общая длительность сигнала 650—1250 мс.

Структура одиночной посылки очень близка к таковой короткого щелчка (см. выше, сигналы типа 1) у испанской каменки и отличаются от него у плешанки присутствием тоновых элементов с нисходящей частотой в области 3—4 кГц.

Треск используется в качестве предупреждающего сигнала самкой в момент приближения к ней самца, когда контакт с ним нежелателен, а также при агонистических взаимодействиях между самками (реже — между самцами).

4. Урчание. Гомотипическая серия коротких посылок гармонической природы. Длина этих посылок даже в пределах одной серии подчас варьирует от долей миллисекунды до 160 мс, а их характер иногда меняется от импульсных до тоновых. Основная частота от посылки к посылке может оставаться одной и той же либо плавно возрастать или понижаться. Внутри серии несколько посылок (7—29) иногда объединяются в более плотные пачки. Паузы между посылками внутри пачки постоянны (25—40 мс), паузы между пачками длиннее (80—130 мс).

Урчание используется самцом в различных типах взаимодействий с самкой, а также является постоянным составным элементом песни типа 2 (см. ниже и рис. 47, *г, д*).

5. Короткий свист. Моночастотная тоновая посылка длительностью порядка 80—100 мс (см. табл. 22). Звонкие щелчки входят составной частью в гетеротипические последовательности, в которых они нерегулярно чередуются с глухими щелчками (см. выше, пункт 1 и рис. 46, *а, б, д*). Эти секвенции представляют собой сигнал тревоги. У молодых птиц в возрасте нескольких недель гетеротипические секвенции подобного типа служат основой для начальных этапов формирования песни. У взрослых самцов серии звонких щелчков наблюдаются иногда при повышении

Рис. 46. Базовые акустические сигналы Oenanthe pleschanka (*а, в, и, л*) и O. hispanica (*б, г, д—ж, з, к*)

а, б — секвенции базовых сигналов 1а (короткие щелчки) и типа 5 (короткий свист, показан стрелками) при тревоге у гнезда; *в, г* — угрожающее трещание самок (сигнал типа 3); *з, и* — спонтанная вокализация птенцов; *к, л* — вокализация птенцов при выпрашивании ими корма у родителей (сигнал типа 2); *д—е* — разные модификации сигнала 1 и его использование в коммуникативном процессе (в сигналах тревоги — *д*; при дискомфорте: сигнал 1а — «храпение» — *е*; в песне типа 2 — *ж*; в качестве ювенильного сигнала — *и*). Записи плешанки — из Алтая, испанской каменки — из Закавказья (Нахичеванская АССР)

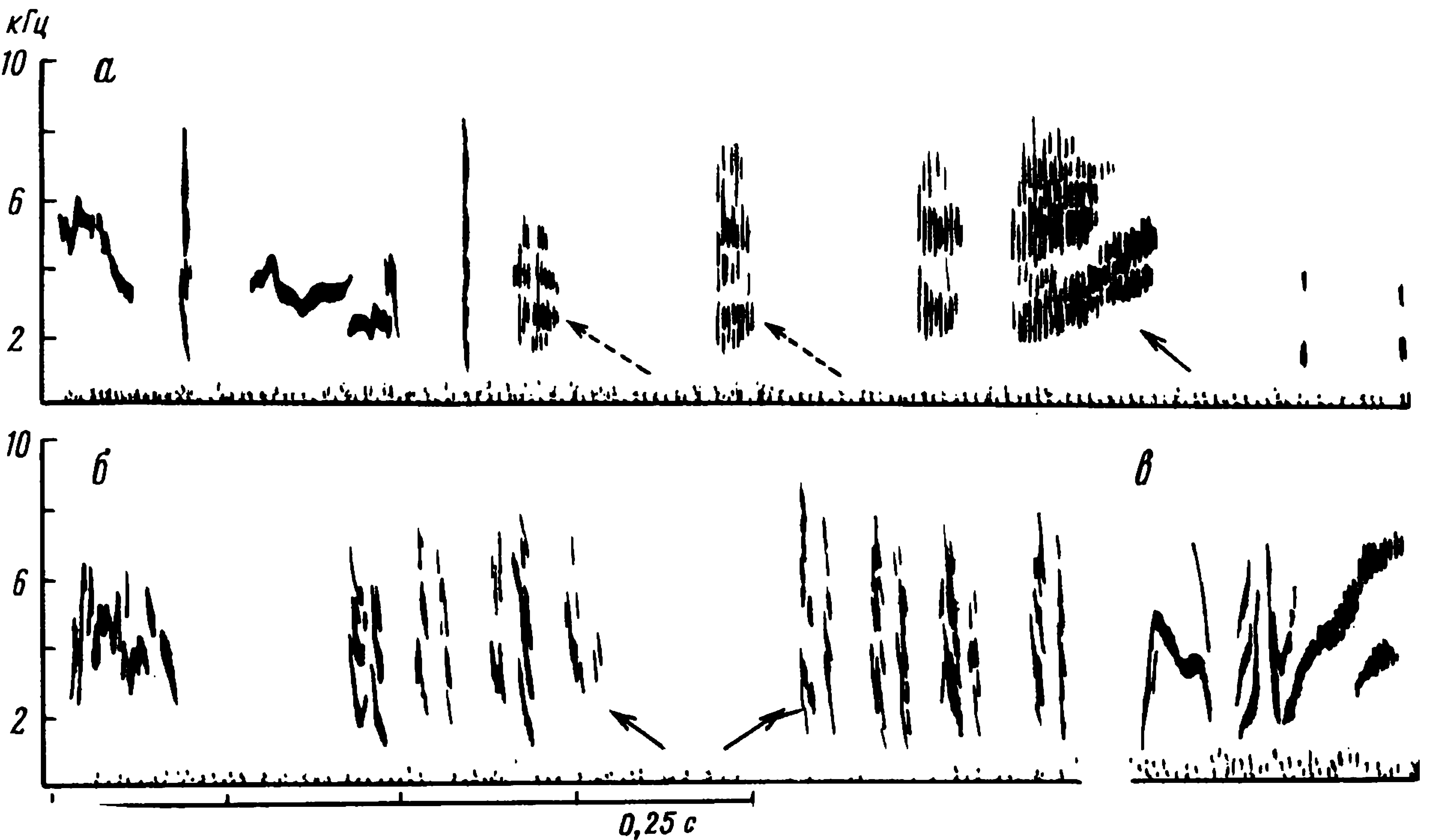


Рис. 47. Использование базовых сигналов в составе песенных конструкций самцами Oenanthe pleschanka (*г*), O. hispanica (*в*, *д*) и гибридным самцом с фенотипом «белоспинная плешанка» (*а*, *б*)

а — фрагмент песни типа 2 со щелчками (пунктирные стрелки) и с ювенильной позывкой (сплошная стрелка; сравни с рис. 46, *з*, *л*; *б* — фрагмент того же типа песни с включением двух сигналов типа 3 («треск», показано стрелками; сравни с рис. 46, *в*); *в* — тоновый варинт ювенильного сигнала «дребезжание» у взрослых самцов испанской каменки; *г*, *д* — «урчание» (сигнал типа 4, показан стрелками) в песнях типа 2 (*а*, *б*, *г* — центральный Копетдаг, *в*, *д* — Начихеванская АССР)

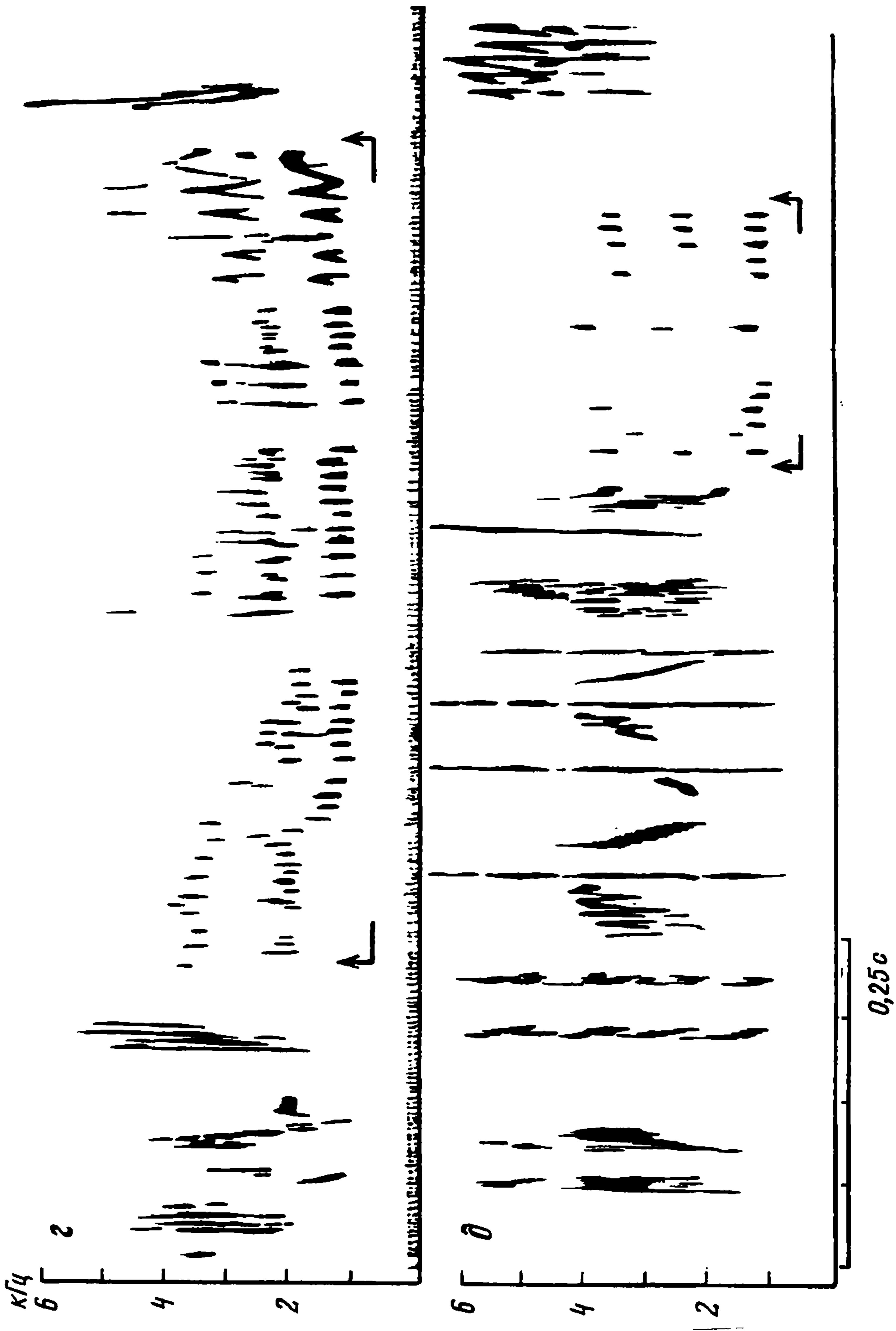


Рис. 47. (окончание)

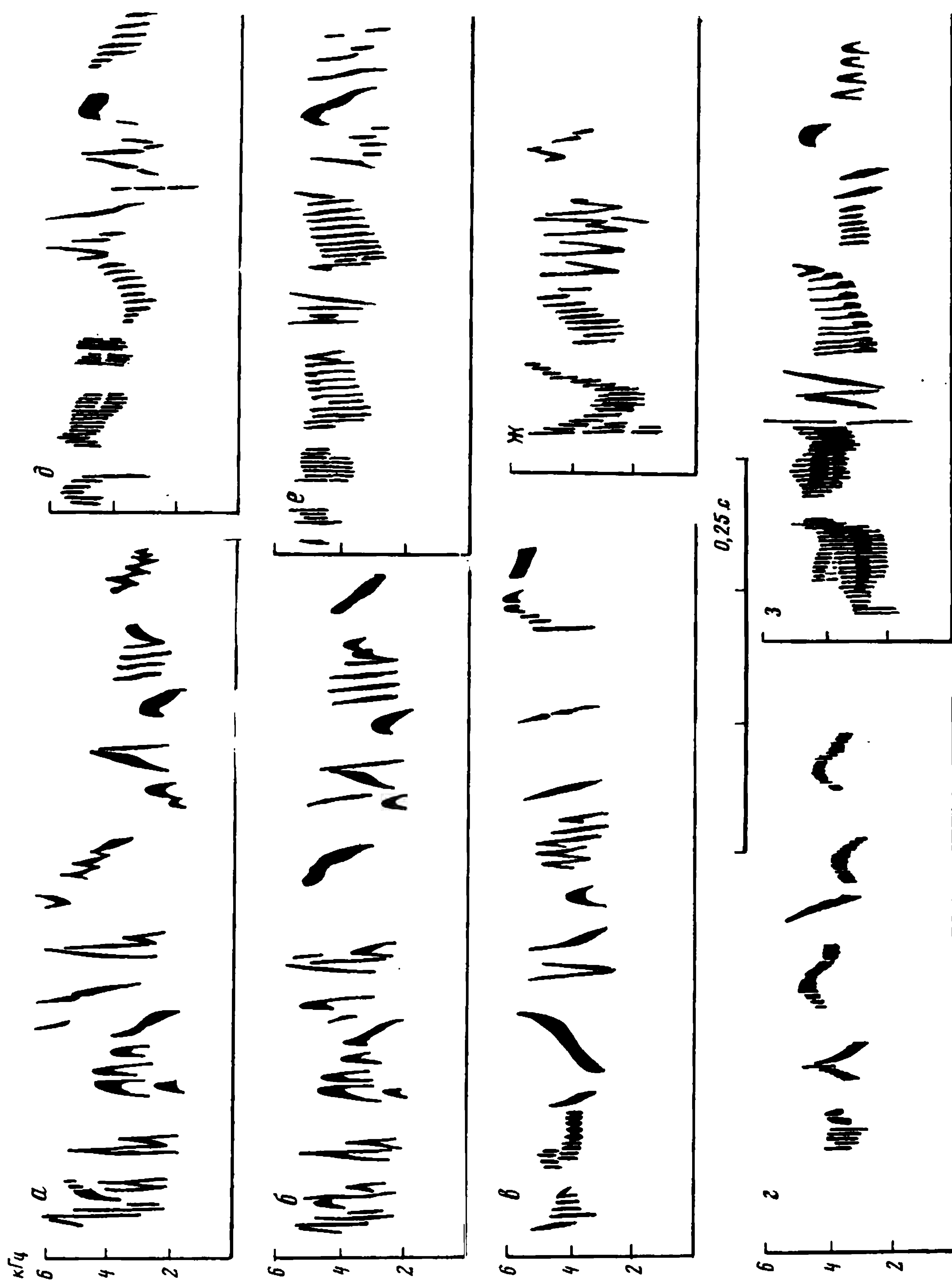

кГц
6
4
2
а
б
в
г
д
е
ж
з
0,25 с

Таблица 12

Временные характеристики (в мс) некоторых исходных вокальных элементов из репертуара плешанки и испанской каменки

Тип сигнала	O. pleschanka	O. hispanica	Достоверность различий
Спонтанная вокализация птенцов при пищевой мотивации	$n=33(3)$ *	$n=58(8)$	
средняя длительность одной посылки	69,3±5,95	163,8±6,63	$t=10,61$ $P<0,001$
пределы	39—156	78—234	
Дребезжание (сигнал 2)			
Вокализация птенцов при выпрашивании корма у родителей	$n=36(3)$	$n=72(8)$	
средняя длительность одной посылки	202,2±6,53	279,2±8,92	$t=6,97$ $P<0,001$
пределы	103—293	156—442	
Глухой щелчок (вариант 1б)	$n=83(6)$	$n=65(3)$	
средняя длительность	47,0±0,08	55,3±1,39 **	$t=5,96$ $P<0,001$
пределы	33—78	33—98	
Короткий свист (сигнал 5)	$n=49(6)$	$n=26(2)$	
средняя длительность	109,2±1,56	88,4±1,69	$t=9,04$ $P<0,001$
пределы	91—130	78—104	

* В скобках число исследованных особей, по которым имелись достаточно представительные фонограммы.

** Для одного самца из европейской части ареала (Греция) средняя длительность 11 сигналов составляет 66,3±5,98 мс (по записям Roche, 1970).

общего уровня активации, например при образовании пар и, по всей видимости, после копуляции.

У плешанки в гетеротипических секвенциях тревожного сигнала иногда присутствует еще один тоновый элемент с резко выраженной частотной модуляцией (длительность 260—390 мс, частотные границы 4—6 кГц), не отмечавшийся у испанской каменки.

Практически все перечисленные здесь исходные акустические элементы в той или иной степени используются взрослыми самцами в качестве составных частей песен. Однако основой извещающей песни является другой класс элементов, подверженных высокой внутрипопуляционной изменчивости, но сохраняющих при этом вполне определенные видоспецифические особенности. У плешанки это в основном всевозможные тоновые посылки (ноты) с ярко выраженной частотной модуляцией, у испанской каменки — преимущественно плотные пачки импульсных посылок с широким спектром заполнения (см. ниже, 3.2.2В).

У обоих видов можно выделить по крайней мере 4 типа песен.

Песня 1 (рис. 48) состоит в основном или полностью из только что описанных изменчивых элементов. У каждого самца имеется индивидуа-

←

Рис. 48. Короткие извещающие песни трех самцов плешанки (*а—г*) и трех самцов испанской каменки (*д—з*)

Oenanthe pleschanka: *а, б* — центральный Копетдаг; *в* — горный Алтай; *г* — Калбинский Алтай. O. hispanica: *д, е* — самец 1 (1975 г.), *ж* — самец 2 (1971 г.), *з* — самец 3 (1971 г.). Все записи из Нахичеванской АССР

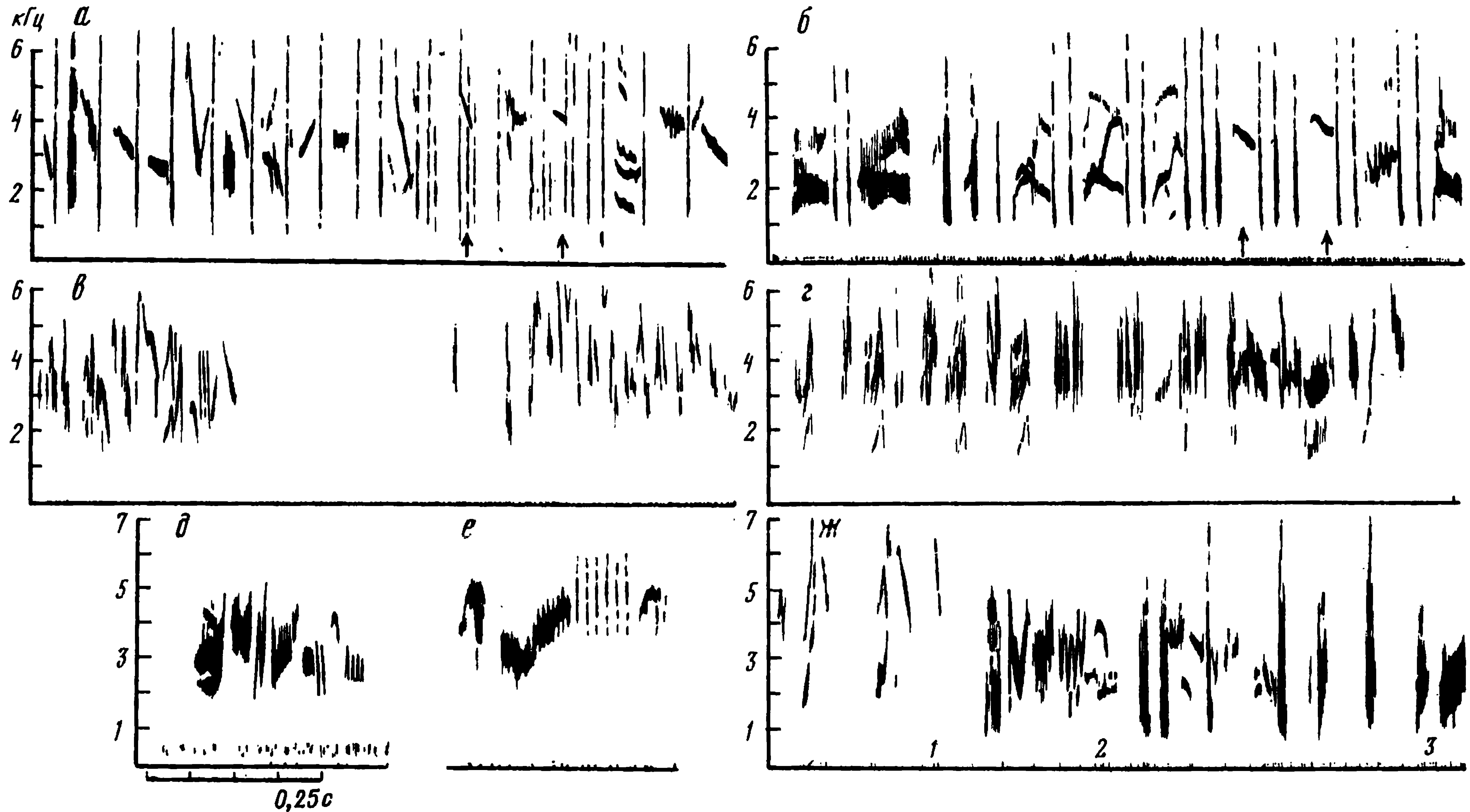


Рис. 49. Разнообразие песенных конструкций у Oenanthe pleschanka (*а, в*) и O. hispanica (*б, г—ж*)

а, б — песни типа 2; *в, г, е* — имитативные песни (имитируются соответственно малый жаворонок Calandrella cinerea, горная ласточка Ptyonoprogne rupestris и черный стриж Apus apus); *д* — короткая извещающая песня типа 1; *ж* — комбинированная песня, включающая имитацию Calandrella cinerea (1), короткую извещающую песню (2) и фрагмент песни типа 2 (3). Записи плешанки из Центрального Копетдага, испанской каменки — из Нахичеванской АССР

Таблица 13

Частотные характеристики (в кГц) некоторых исходных вокальных элементов из репертуара плешанки и испанской каменки (приведены $\bar{x} \pm s$, в скобках — пределы)

Тип сигнала	O. pleschanka	O. hispanica	Достоверность различий
Спонтанная вокализация птенцов при пищевой мотивации	n=15(3) *	n=32(8)	
1 **	1,3±0,05 (0,6±1,6)	1,3±0,02 (1,1—1,6)	Не достоверны
2	2,2±0,09 (1,6—2,7)	1,9±0,04 (1,4—2,2)	t=3,05 P<0,01
3	4,7±0,16 (3,9—5,4)	3,9±0,12 (3,3—5,9)	t=4,00 P<0,001
4	6,3±0,10 (5,9—6,6)	5,6±0,11 (4,6—6,8)	t=2,83 P=0,01
Дребезжание (сигнал 2)	n=15(3)	n=32(8)	
1	1,8±0,06 (1,5—2,3)	1,4±0,03 (0,9—1,7)	t=7,07 P<0,001
2	2,6±0,05 (2,2—2,9)	2,0±0,06 (1,4—2,7)	t=6,90 P<0,001
3	4,3±0,11 (3,6—4,8)	3,7±0,09 (2,7—4,7)	t=4,08 P<0,001
4	5,3±0,10 (4,3—5,9)	5,1±0,10 (3,6—5,8)	Не достоверны
Глухой щелчок (вариант 1б)	n=40(6)	n=32(3)	
1	1,3±0,02 (1,0—1,5)	1,2±0,01 (1,0—1,4)	Не достоверны
2 ***	1,4±0,04 (1,0—2,1)	1,7±0,04 (1,0—2,1)	t=5,30 P<0,001
3 ***	7,5±0,07 (6,9—8,6)	3,5±0,07 (2,7—4,3)	t=40,4 P<0,0001
4	8,0±0,09 (6,0—9,4)	6,1±0,20 (5,3—7,5)	t=8,66 P<0,001
Короткий свист (сигнал 5)	n=49(6)	n=26(2)	
1—2	3,1±0,03 (2,5—3,5)	4,0±0,04 (3,4—4,4)	t=18,0 P<0,001
3—4	4,0±0,03 (3,7—4,8)	4,8±0,05 (3,8±5,4)	t=14,3 P<0,001
Максимальный перепад частот ****	0,9±0,03 (0,7—1,9)	0,8±0,02 (0,6—1,1)	t=2,56 P<0,05

* В скобках — число исследованных особей, по которым получены достаточно представительные объемы записей.

** 1 — нижняя граница частотного заполнения; 2 — нижняя граница зоны максимальной концентрации энергии; 3 — верхняя граница той же зоны; 4 — верхняя граница частотного заполнения.

*** У испанской каменки в этом типе сигналов энергия в зоне ее максимальной концентрации более или менее равномерно распределена по полосе частот, тогда как у плешанки обычно имеется 2—3 зоны максимальной концентрации энергии (рис. 47, *а*, пунктирные стрелки), локализация которых в полосе частот подчас варьирует даже в однородной выборке реализаций, полученной от одной и той же особи.

**** У испанской каменки ход изменений частоты в этих сигналах имеет на сонограмме характер параболы, тогда как у плешанки обычно хорошо выражена лишь нисходящая ветвь параболы (рис. 46, *а*, *б*).

лизированный набор такого рода элементов, произносимых в составе более или менее постоянных, столь же индивидуализированных конструкций, длина которых обычно не превышает 1 с. Этот тип песни мы называем «короткой песней». Она представляет собой широковещательный, персонально неадресованный сигнал, который в функциональном плане

является извещающей песней (advertising song). Короткие песни в период активной вокализации самца (например, после занятия им территории, а также в ранние утренние часы на последующих стадиях репродуктивного цикла) следуют друг за другом протяженными сериями, внутри которых паузы между отдельными короткими песнями обычно заметно превышают длительность самих песен. В момент образования пары паузы резко сокращаются и становятся сопоставимыми с длиной песни. Возможны случаи еще большего сокращения или даже исчезновения пауз, и тогда мы имеем дело с так называемой удлиненной песней, которую можно рассматривать в качестве производной от короткой песни.

Песня 2 построена принципиально иным образом (рис. 49, *а, б*). Это многократное повторение очень коротких щелчков (вокальный элемент 1*а*), в промежутки между которыми попадают относительно стереотипные сигналы типов 1—2 и 4—5 (изредка также и типа 3) и отдельные ноты из репертуара извещающих песен. Шумовые сигналы (щелчки), с одной стороны, и чередующиеся с ними тоновые или импульсные посылки — с другой, продуцируются, вероятно, двумя разными генераторами звука (см. области, обозначенные стрелками на рис. 49, *а*). Этот тип песни часто произносится самцом в одиночестве (холостыми особями в начале репродуктивного цикла) в позе, изображенной на рис. 44, *а*. В таких ситуациях песня обычно воспроизводится вполголоса и представляет собой продолжительную последовательность звуков длительностью до 1 мин и более. Более короткие варианты этой песни обычно сопровождают полет прыжками при взаимодействии самца с самкой или соперником. Отдельные ее фрагменты (2—5 щелчков) в норме сопровождают сближения половых партнеров при образовании пары и позже, в период ее консолидации.

В качестве песни типа 3 назовем подпесню, которая представляет собой неорганизованную последовательность разнообразных негромких звуков. Ее изредка можно слышать в момент образования пары и в преддверии копуляции.

Можно было бы говорить также о песне типа 4, представляющей собой довольно точные имитации голосов других видов птиц (рис. 49, *в, г, е*). Однако эти имитативные песни обычно входят органической частью в более сложные конструкции, включающие в себя также короткие (или удлиненные) песни 1 и фрагменты песни 2 (рис. 49, *ж*). Последнее обстоятельство вообще делает процедуру выделения разных типов песен в значительной мере условной (Панов, 1978, с. 255—256). Вместе с тем, говоря об имитациях у плешанки и испанской каменки, важно отметить следующий момент. В каждой популяции этих видов есть свои излюбленные «модели» для имитации, т. е. виды, голоса которых имитируются практически всеми особями данной популяции (см. ниже, 3.2.2В). В этом смысле имитации становятся как бы постоянной составной частью видового акустического репертуара и могут, таким образом, рассматриваться в едином ряду с прочими, исходно видоспецифическими сигналами.

3.2.2В. Сходство и различия в акустической сигнализации плешанки и испанской каменки

Как следует из предыдущего параграфа, вокальные репертуары плешанки и испанской каменки не могут быть адекватно описаны на основе простого перечисления сигналов одного уровня, четко отграниченных друг от

друга (Панов, 1983б). Репертуар каждого вида строится на сложной комбинаторике элементов разных структурных уровней и в этом смысле представляет собой целостную систему с богатыми, взаимопересекающимися внутренними связями.

Одним из стержней этой системы в данном случае являются элементы типа щелчков (и их производные), которые в онтогенезе развиваются путем несложных преобразований первичной ювенильной вокализации (Панов, 1978, с. 253—255). Оба ее варианта (спонтанная вокализация при пищевой мотивации и сигнал выпрашивания корма у родителей) имеют явных гомологов у обоих видов. В каждой паре гомологов соответствующие сигналы плешанки и испанской каменки обладают несомненными различиями во временных и частотных характеристиках (табл. 12, 13). Не удивительно поэтому, что и дефинитивные шумовые элементы вокализации также обнаруживают заметные межвидовые различия, характер которых во многом отвечает указанным в этих таблицах различиям в ювенильной вокализации [17]. Именно шумовые элементы самых разных типов сигналов, будь то тревожный крик, сигнал дискомфорта или песня 2, у плешанки имеют в среднем меньшую продолжительность и более высокую границу частотного заполнения. Уже одно это придает черты уникальности системам вокализации каждого из рассматриваемых видов.

Межвидовые различия выявляются не только в шумовых, но и во многих других исходных элементах вокализации. Примером могут служить тоновые составляющие сигналов тревоги (табл. 12, 13), присутствующие иногда и в сложных конструкциях типа песни 2, а также сопровождающие некоторые типы взаимодействий между самцом и самкой. В свете сказанного почва для распознавания видовой принадлежности партнера в принципе должна иметь место на всех стадиях репродуктивного цикла и в любых типах социальных взаимодействий.

Переходя к сопоставлению более сложных вокальных конструкций, укажем прежде всего на заметные межвидовые различия в структуре и организации коротких извещающих песен (рис. 48). У плешанки в их составе преобладают тоновые элементы с ярко выраженной частотной модуляцией, а у испанской каменки — плотные пачки импульсных элементов, сохраняющих известное постоянство своих параметров внутри каждой пачки. В одних случаях все элементы в пачке совершенно однотипны по длительности и по частотному заполнению, в других случаях сохраняется постоянство по длительности и по степени перепада частоты от начала к концу импульсной посылки, в то время как абсолютные значения частот быстро меняются от начала пачки к ее концу (здесь, как и в тоновых нотах в песне плешанки, возможно как нарастание, так и падение частоты). Нередко в одной пачке (или фразе) в песне испанской каменки отдельные импульсные сигналы широкого спектра заполнения следуют так быстро друг за другом, что пачка в целом выглядит на сонограмме почти как шумовой сигнал.

Последнее обстоятельство и определяет специфику звучания песни испанской каменки, которое имеет своеобразный «гремящий» характер. Этот эффект не уничтожается даже в случае присутствия в песне немногих тоновых нот, подобных таковым в песнях плешанки. В последних, в свою очередь, иногда присутствуют широкополосные вибрато, сходные с вышеописанными пачками импульсов у испанской каменки. Однако, будучи

---

[17] Это не относится к тоновым сигналам (см. табл. 12, 13, данные по сигналам типа «короткий свист»).

представленными здесь в меньшинстве, эти звуки не меняют в целом свистового звучания песни плешанки. Методом транспонирования можно показать, что последняя в известном смысле может быть представлена как замедленно воспроизводимая песня испанской каменки, построенная к тому же из более разнообразных структурных элементов.

Важно заметить, что видовая специфика коротких песен сохраняется на всем протяжении ареала каждого вида — как в удалении от зон их вторичного контакта, так и неподалеку от них. Особенностей этого типа песен в зонах контакта и гибридизации мы коснемся ниже (см. 3.2.3Б).

Видоспецифичность более сложных песенных конструкций обязана не только рассмотренным чертам различий, но и особенностям имитативной вокализации. Хотя и плешанка, и испанская каменка подчас одинаково охотно имитируют голоса одних и тех же видов птиц (например, щегла), у той и у другой есть свои постоянно имитируемые модели, так что эти имитации можно уже считать в известном смысле видоспецифическими элементами песни. Плешанки особенно часто имитируют голоса малого жаворонка (Calandrella cinerea) и коноплянки (Cannabina sp.), а испанские каменки — городской и горной ласточек (Delichon urbica, Ptyonoprogne rupestris) и, особенно, черного стрижа (Apus apus) (см. также: Лоскот, 1983, с. 88). Интересно, что самцы плешанки и испанской каменки во многих случаях как бы адаптируют копируемые модели к характерным для собственных песен ритму и частотам, благодаря чему имитации достаточно органически вплетаются в видоспецифическую вокализацию этих каменок (см. рис. 49).

3.2.2Г. Сходство и различия в характере взаимодействия между самцами и самками у плешанки и испанской каменки

Процесс образования пар у плешанки и испанской каменки подчиняется единой схеме, общей для рассматриваемых видов и ряда других видов каменок. Здесь мы кратко суммируем межвидовые различия, выявленные при сравнении хода формирования 4 пар плешанки (п-ов Мангышлак) и 3 пар испанской каменки из чистой популяции в Нахичеванской АССР. Для сравнения использованы данные по образованию пар у самца с фенотипом vittata (Мангышлак) и у 2 самцов с фенотипом aurita из зон гибридизации на п-ове Мангышлак и в западном Азербайджане. Полученные результаты в упрощенной схеме сводятся к следующему (см. ниже, с. 151).

Помимо перечисленных здесь различий в характере взаимной пространственной ориентации партнеров были обнаружены также количественные различия в специфике демонстративного поведения самцов (рис. 45, *а—д*; см. также: Панов, 1978, с. 194—195).

У самцов обоих видов демонстрации сопровождаются интенсивной вокализацией, сохраняющей все те черты межвидовых различий, которые были описаны выше (3.2.2В). В момент первой встречи с самцом иногда поют и самки. Вокальные сигналы самок также видоспецифичны (рис. 46, *в, г*).

Упомянутые выше межвидовые различия в степени согласованности поведения самца и самки сохраняются и на последующих этапах существования пары, по крайней мере до начала насиживания. У плешанки партнеры, как правило, перемещаются независимо друг от друга, нередко вне сферы взаимной видимости. Самки постоянно залетают в сердцевинные зоны соседних территорий, где остаются индифферентными к ухажи-

Плешанка	Испанская каменка
1. Первая встреча партнеров без воздушных демонстраций самца.	1. Первая встреча партнеров в воздухе: полет самца «свечой», погоня, полет самца прыжками около самки [18].
2. Самец демонстрирует самке неглубокие открытые ниши, он хорошо виден снаружи.	2. Самец быстро забегает в глубокие отверстия в скале, надолго скрываясь в них.
3. Самка не подлетает к самцу.	3. Самка подлетает к демонстрируемой самцом нише, но сразу же улетает при его появлении из нее.
4. Самец постоянно сближается с самкой.	4. Самец редко сближается с самкой и улетает при ее приближении.
5. Сближение самца с самкой обычно не вызывает ее отлета и погони за ней самца.	5. Сближение самца с самкой неизменно вызывает бегство самки и погоню.
6. При погоне самка никогда не прячется. Нередко самка подолгу летает кругами над землей, провоцируя сближение с ней самца—хозяина участка и пришлых самцов (см. пункт 8).	6. При погоне самка прячется в отверстия в скалах или в густой куст.
7. Поведение партнеров не согласовано.	7. Поведение партнеров согласовано.
8. Залеты соседей не приводят к существенным изменениям в поведении партнеров. Пришлый самец не изгоняется и сближается с самкой наравне с хозяином данной территории. Пришлые особи обоих полов в норме присутствуют при образовании пары.	8. Залеты соседей нарушают согласованность действий партнеров. Пришлый самец (или самцы) моментально изгоняется хозяином территории.
9. Образование пары заканчивается в один сеанс длительностью 1—1,5 ч.	9. Образование пары происходит в несколько туров общей длительностью (с перерывами) 2—3 ч.
10. Полеты свечой не характерны.	10. Полеты свечой обычны во время образования пары и по окончании этого процесса.
11. В репертуаре самца трепещуще-планирующего полета нет.	11. Самец сближается с самкой особым трепещуще-планирующим полетом.

ванию самцов-хозяев этих территорий. У испанской каменки, напротив, самец и самка обычно пребывают в визуальном контакте. При гнездостроении самец постоянно сопровождают самку, собирающую материал для гнезда. Кроме того, самец активно препятствует попыткам самки пересечь границу их общей территории, а если ей это удается, следует за ней на чужой участок и при первой возможности возвращает ее назад.

С началом гнездостроения и особенно к его концу у обоих видов можно наблюдать особый тип взаимодействий самца и самки, который подчиняется следующей общей схеме. Самец при виде самки принимает позу 20 (рис. 43, 44, *к*); эта поза переходит в позу 25 (рис. 44, *л*), после чего следуют многократные попытки сближений самца с самкой на земле и в воздухе; самец летит трепещущим полетом к самке, а она неторопливо улетает от него таким же полетом; постепенно этот медлительный совместный полет-преследование переходит в стремительную погоню самца за самкой; самка садится, а самец совершает около нее полет прыжками

[18] Комментируя наши данные (Панов, 1978), В. М. Лоскот (1983) ставит под сомнение указанную в этом пункте специфику поведения самцов и самок испанской каменки. При этом он ссылается на один наблюдавшийся им случай контакта самца и самки испанской каменки, расцениваемый как начало образования пары. Судя по описанию, данный случай или не являлся моментом формирования пары, или был совершенно нетипичным для таких ситуаций. Кроме того, мы ни в какой мере не настаиваем на том, что образование пары всегда подчиняется жесткой схеме (см.: Панов, 1978, с. 117—119). Здесь взможна высокая индивидуальная и ситуационная изменчивость поведения обоих партнеров. Речь идет лишь об общей тенденции, которую мы и попытались отразить в приводимых здесь сопоставлениях.

в сопровождении песни 2; самец садится в позе 18, 24 или 29 (рис. 44, *ж, е*), а самка улетает.

Межвидовые различия в организации такого рода взаимодействий и в специфике сигнализации самцов подробно описаны ранее (Панов, 1978, с. 195—197). Они вкратце сводятся к следующему. У самцов испанской каменки трепещущий полет при сближениях с самкой более «ритуализован» и наблюдается чаще, чем у самцов плешанки. При сближении с самкой перед их совместным полетом позы самцов различны (рис. 45, *б, в, д, е*); кроме того, самцы испанской каменки демонстрируют дольше и интенсивнее. У этого вида, в отличие от плешанки, названные демонстрации сопровождаются разнообразной вокализацией (сигналы 1б и 2, тихая песня 1 и фрагменты песни 2). Рассматриваемый тип взаимодействий наблюдается у испанской каменки как в светлое время суток, так и в вечерние часы, влоть до глубоких сумерек. У плешанки мы наблюдали эти взаимодействия только после захода солнца и до наступления почти полной темноты.

К концу гнездостроения у обоих видов можно наблюдать поведение, во многом сходное с таковым в предкопуляционных ситуациях у черных каменок. Самец посещает неглубокие ниши и подолгу остается около них, принимая позы типа 17 (рис. 43, 44, *м*) при перелетах в районе ниши и во время демонстраций в нишах. Наиболее характерная вокализация в это время — тихие короткие песни, разделенные укороченными паузами, реже — подпесня. Ни в одной из подобных ситуаций копуляции непосредственно наблюдать не удалось, хотя в одном случае она, по-видимому, имела место. Кроме того, дважды наблюдались попытки садки самца с фенотипом aurita-gaddi на самку в окрестностях строящегося гнезда. Незадолго перед этим самка интенсивно трепетала крыльями в позе приглашения к спариванию (рис. 44, *н*), а самец перелетал неподалеку, беспрестанно отводя крылья в стороны (рис. 44, *м*).

В целом наиболее существенные межвидовые различия в организации взаимодействий в репродуктивной сфере обязаны прежде всего неодинаковому уровню дистантной амбивалентности и у самцов, и у самок, а также разной степени экспрессивности в демонстративном поведении самцов. Что касается видоспецифичности сигнальных репертуаров, то она в первую очередь определяется особенностями вокализации рассмотренных видов.

3.2.3. Резюме: Обзор возможных факторов репродуктивной изоляции и причин неэффективности изолирующих барьеров

Хотя нашей основной задачей было проанализировать этологические аспекты взаимоотношений между плешанкой и испанской каменкой, этот анализ был бы неполным вне общей картины их пространственно-временных связей в районах совместного обитания, тем более что экологическая специфика каждого вида в известном смысле также является функцией видоспецифического поведения.

3.2.3А. Экологические факторы

В тех аллопатрических участках своих ареалов, которые граничат с зонами их парапатрии и симпатрии, плешанка и испанская каменка занимают совершенно однотипные местообитания (например, в Копетдаге и Закавказье соответственно). Это — области предгорий с обильными выходами коренной породы и (или) с многочисленными каменистыми осыпями. Вариабельным элементом таких ландшафтов является древесная и кустарниковая растительность (Panow, 1974; Лоскот, 1983), которая может быть довольно богатой или же практически отсутствует (например, в местообитаниях плешанки в окрестностях Красноводска).

Плешанка более эвритопна, чем испанская каменка, занимая более высокогорные области (до 3000—3400 м над уровнем моря в Бадахшане и Гималаях; Абдусалямов, 1973; Ali, Ripley, 1973), а подчас и равнинные участки степей и пустынь, где гнезда могут устраиваться в норах грызунов, в структурах антропогенного происхождения или даже прямо на земле под кустом (Сурвилло, 1968; Гаврилов, 1970; Абдреимов, 1981).

Учитывая высокую эвритопность обоих видов и особенно плешанки, неудивительно, что в зонах контакта они гнездятся бок о бок (Панов, Иваницкий, 1975б; Haffer, 1977а; Лоскот, 1983), т. е. какая-либо биотопическая изоляция во всех этих регионах полностью отсутствует (рис. 50). Здесь наряду с оптимальными местообитаниями (каменистые склоны) поздно гнездящиеся пары плешанки, испанской каменки и их гибридов заселяют (с меньшей плотностью) также субоптимальные участки: лессовые овраги, окраины поселков на равнине, кучи камней у дорог и т. д.

Переходя к вопросу о том, какая роль в данном случае может принадлежать сезонной изоляции, отметим прежде всего существование вполне определенных ее предпосылок. По всему югу Средней Азии плешанка появляется на местах гнездования в более ранние сроки (Зарудный, 1896; Paludan, 1959; Салихбаев и др., 1970; наши данные по Бадхызу и южному Узбекистану), чем испанская каменка в аналогичных ландшафтах на тех же широтах. Эти различия в начальных датах весеннего прилета отчетливо прослеживаются и в аллопатрических участках ареалов обоих видов, примыкающих с востока и с запада к ареалу гибридных популяций северного Ирана.

Плешанка. В центральном Копетдаге в 1968 г. самцы впервые встречены 20.III, самок не было до конца периода наблюдений (23.III). В 1969 г. поющий самец отмечен 6.III; до 19.III самцы попадались постоянно, самок не отмечено. В 1972 г. самцы были обычны в день начала наблюдений (25.III), первая самка встречена 26.III. Еще две самки в парах с самцами зарегистрированы 1.IV и 3.IV, причем во вторую из этих дат самка уже строила гнездо.

Испанская каменка. В Закавказье (Нахичеванская АССР) первые самцы отмечены 29.III. 1971 г. и 31.III 1975 г. Массовый прилет самцов начался в эти годы соответственно 2.IV и 3.IV, а первые самки появились 8.IV и 9.IV. Немногочисленные еще самки отмечались в эти годы соответственно 11—14.IV (3) и 12—15.IV (4). Вскоре после этого начался массовый прилет и пролет самок, продолжавшийся в 1971 г. плоть до начала мая (4.V; см. также: Лоскот, 1983, с. 82). Наиболее ранняя дата начала гнездостроения в 1971 г. — 16.IV; 24.IV найдено первое готовое гнездо, еще без кладки.

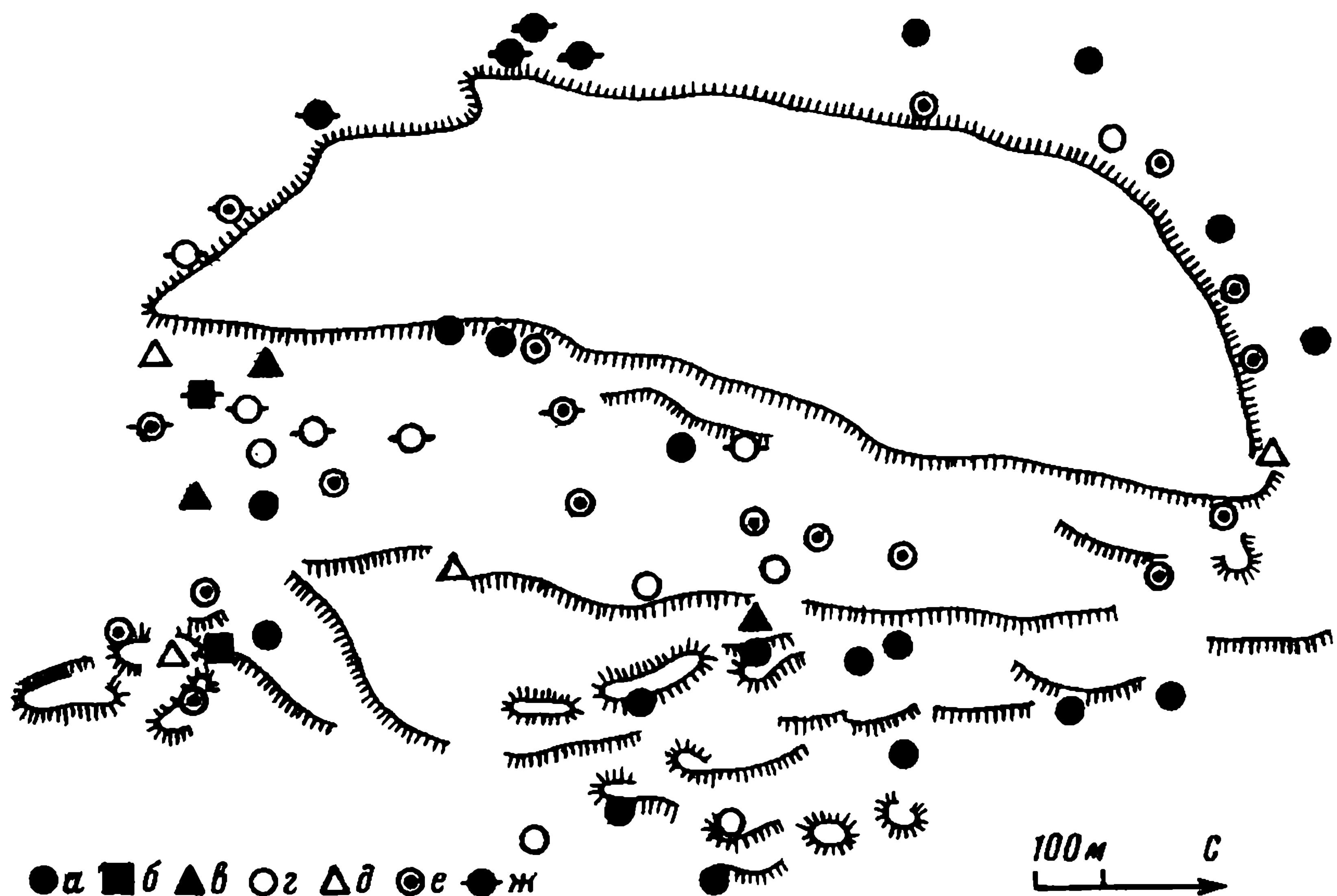


Рис. 50. Распределение гнездящихся самцов разных фенотипов по склонам столовой горы Беюк-Даш (Гобустан, окрестности Баку) в 1986 и 1987 гг.

1987 г.: *а* — pleschanka; *б* — hispanica var. stapazina; *в* — hispanica var. aurita; *г* — белоспинная плешанка; *д* — белогорлые гибриды типа gaddi; *е* — прочие варианты гибридных фенотипов; те же символы с боковыми черточками — соответствующие фенотипы в 1986 г. (например, *ж* — pleschanka). По материалам автора и В. И. Грабовского

Таким образом, начало размножения, лимитируемое сроками прилета самок, у наиболее рано образовавшихся пар испанской каменки запаздывает примерно на 2 недели по сравнению с таковыми у плешанки.

Однако указанные различия не могут служить достаточно действенным изолирующим фактором, поскольку сроки прилета и образования пар сильно растянуты во времени и, кроме того, могут существенно модифицироваться погодными факторами. Так, у плешанки в годы с холодной весной прилет самок и начало образования пар могут заметно запаздывать, полностью укладываясь в таких случаях во временно́й интервал, характеризующий стандартные сроки формирования гнездящихся популяций испанской каменки. Например, в позднюю весну 1984 г. в западном Копетдаге прилет самцов плешанки еще не закончился к 14.IV. Лишь два из семи наблюдавшихся самцов приобрели самок, которые, очевидно, еще не приступили к гнездостроению. Такого рода эпизодическое нивелирование межвидовых различий в фенологии гнездования могло в свое время послужить важным фактором нарушения репродуктивной изоляции в зоне парапатрии плешанки и испанской каменки в северном Иране.

С углублением процесса гибридизации существовавший ранее хиатус в начальных сроках прилета и гнездования должен стремительно сокращаться. Об этом говорят и прямые наблюдения. Например, гибриды с фенотипом «белоспинной плешанки» появляются весной в Копетдаге в те же сроки, что и передовые самцы плешанки. Мы отмечали здесь особей этого и других гибридных фенотипов 17—20.III, т. е. гораздо раньше начала прилета испанской каменки на той же широте в Закавказье.

О нивелировании фенологических различий с углублением процессов гибридизации свидетельствует отсутствие различий в сроках прилета разных фенотипических вариантов (pleschanka, hispanica, промежуточные фенотипы) в популяции п-ова Мангышлак. С 6 по 12 апреля 1972 г. здесь отмечен прилет 18 самцов плешанки, 1 самца типа O. hispanica var. aurita и 3 гибридных самцов с фенотипом vittata, что близко к соотношению этих фенотипов в окончательно сформированной местной популяции. Сроки размножения, как и в чистых популяциях обоих родительских видов, здесь значительно растянуты. Однако яйцекладка у передовых пар, включающих в себя самцов обоих исходных фенотипов (2 самца типа aurita, 2 самца pleschanka) и 2 самцов промежуточных фенотипов, началась почти одновременно, на протяжении 6—7 дней (Панов, Иваницкий, 1975б). Не различаются сколько-нибудь существенно сроки прилета и приобретения самок у самцов с фенотипами pleschanka и hispanica (а также и у явно гибридных самцов) в Дагестане и западном Азербайджане. В частности, в популяции Гобустана в 1985 г. первыми приступили к гнездованию одна пара с самцом O. h. stapazina и 2 пары с гибридными самцами (Панов, 1986). В 1987 г. в этом же регионе в период между 22 и 28 мая получены сведения относительно стадии размножения 18 пар (данные автора и В. И. Грабовского). Картина выглядела следующим образом:

	Гнездостроение	Кладки	Птенцы	Всего
Пары с самцами фенотипа pleschanka (гибридный индекс 9—11) [19]	—	1	3	4
Пары с самцами фенотипа aurita и stapazina (гибридный индекс 3)	—	1	1	2
Пары с самцами промежуточных фенотипов (гибридный индекс 5—9)	1	5	6	12
Всего	1	7	10	18

Из всего сказанного следует, что в зонах контакта и гибридизации размножение особей с фенотипами обоих родительских видов происходит практически одновременно, так же как и размножение бесспорных гибридов. Такое нивелирование первоначальных различий сроков гнездования есть одновременно результат гибридизации и фактор ее дальнейшего углубления.

3.2.3Б. Этологические факторы

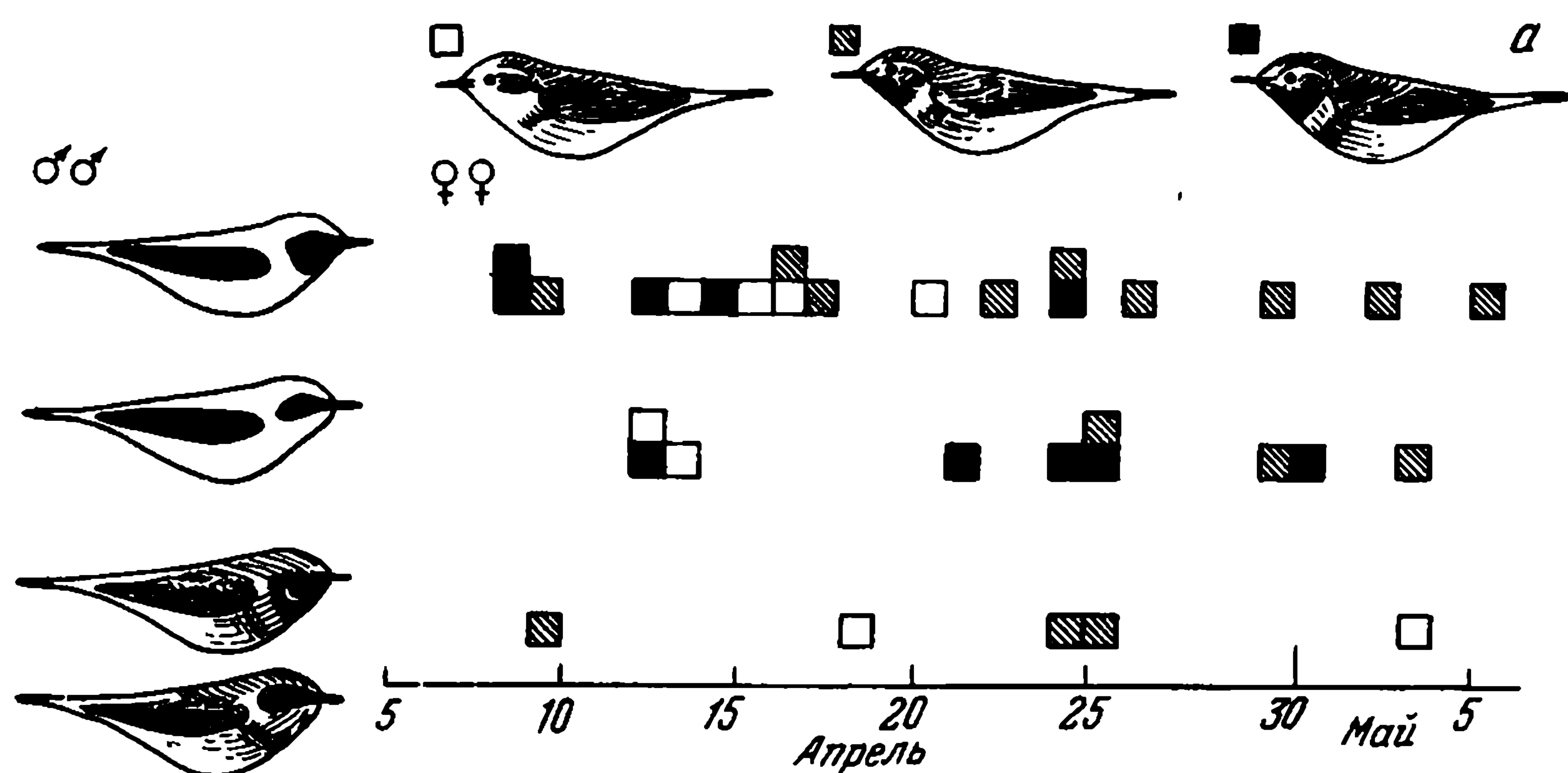
Выше мы видели (3.2.2), что плешанка и испанская каменка различаются многими особенностями социального и сигнального поведения. Среди этих различий наиболее существенным можно считать разные уровни терпимости к присутствию социальных партнеров у самцов и особенно у самок, а также несходство оптического эффекта визуальных демонстраций (обязанное в основном специфике окраски самцов) и вокализации (прежде всего — в структуре извещающих песен).

[19] Гибридный индекс выводится в данном случае с учетом 4 окрасочных и одного размерного признака (рис. 42). «Идеальный» фенотип самца плешанки по этой схеме описывается цифрой 13, «идеальный» фенотип самца испанской каменки — цифрой 0.

Не исключено, что при подобной степени межвидовых различий можно ожидать устойчивой тенденции к ассортативности скрещиваний в смешанной популяции, если соблюдаются условия ничем не ограниченного свободного выбора половых партнеров. Однако такие условия возможны лишь в абстракции (Корзухин, Корзухина, 1980), тогда как в реальных ситуациях большая или меньшая часть особей неизменно оказывается в состоянии локальной или хронической половой депривации. Об этом свидетельствуют наблюдения в чистых популяциях испанской каменки, где многим самцам удается приобрести самку не ранее чем через 2 недели после занятия ими территории (рис. 51). В такой ситуации неизбежно снижается избирательность к облику и поведению потенциального полового партнера, что создает важную предпосылку к формированию смешанных пар в случае появления в популяции готовых к размножению неконспецифических особей противоположного пола. Если учесть многие черты принципиального сходства в поведении плешанки и испанской каменки (в частности, полную гомологию основных сигнальных структур), межвидовые альянсы при симпатрии этих видов оказываются высоко вероятными и хорошо объяснимыми. Формирование смешанной пары становится возможным во многом за счет того, что в ходе этого процесса, отнюдь не подчиняющегося некой изначально заданной жесткой схеме, имеет место быстрое адаптирование поведения каждого из партнеров к модусу действий другого (Панов, 1978, с. 192—193).

Первым стимулом к гибридизации может послужить хронический дефицит конспецифических половых партнеров. Удачный пример этому дает сравнительно молодая, по всей видимости, зона контакта плешанки и испанской каменки в Восточной Европе. В частности, в Венгрии оба эти вида появились лишь в 1947 г., причем представлены они здесь исключительно самцами. Результатом является половая депривация, приводящая к тому, что самцы плешанки и испанской каменки держатся вблизи пар обыкновенных каменок O. oenanthe и даже кормят их птенцов (Schmidt, 1968). При существенных различиях в поведении между O. oenanthe, с одной стороны, и O. pleschanka и O. hispanica — с другой (Panow, 1974), трудно ожидать гибридизации между плешанкой или испанской каменкой и филогенетически удаленной от них обыкновенной каменкой. Однако совершенно очевидно, что в первый же момент появления в данном регионе немногочисленных самок плешанки либо испанской каменки здесь неизбежно появятся гибридные пары (как это имеет место южнее, в Болгарии; Baumgart, 1971).

Присутствие в популяции даже единичных особей гибридного происхождения сразу же создает дополнительные условия для нивелирования межвидовых поведенческих различий. Этот процесс наиболее явственно прослеживается при анализе географической изменчивости столь важного видового опознавательного признака, каковым является извещающая песня типа 1. Видоспецифические особенности песен плешанки сохраняются в столь удаленных друг от друга участках ее ареала, как Алтай, Копетдаг и юго-восточная Европа, у испанской каменки принципиальное сходство в структуре извещающих песен обнаружено в Закавказье и в Греции (наши данные; Rosche, 1970), т. е. в регионах, разделенных расстоянием порядка 2 тыс. км. В то же время в зоне симпатрии и гибридизации по западному побережью Каспийского моря наблюдается явная тенденция к разрушению этих видоспецифических структур. Она проявляется в том, что характер пения многих самцов приобретает явно промежуточный характер. Возможны ситуации, когда в репертуаре одной



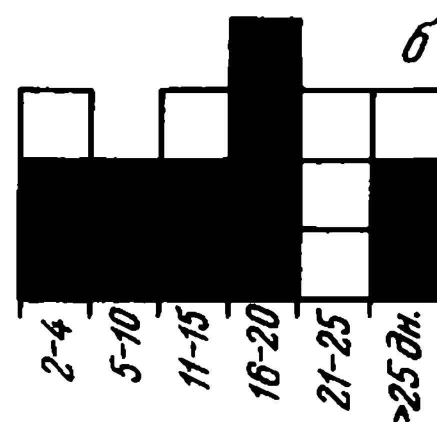


Рис. 51. Растянутость сроков прилета самок и формирования пар в популяции Oenanthe hispanica из Нахичеванской АССР

а — сроки формирования пар у самцов разного возраста (внизу первогодки) и разных вариантов окраски с белогорлыми, серогорлыми и черногорлыми самками. Обратите внимание на более ранний в среднем прилет черногорлых самок (предположительно — старших возрастных групп) и на их отсутствие в парах с самцами-первогодками; *б* — интервалы между датами занятия территорий и формирования пар у черногорлых самцов морфы stapazina и белогорлых самцов aurita (черные и белые квадраты соответственно). Все эти самцы находились в брачном наряде

и той же особи часть песенных конструкций близко соответствует таковым плешанки, другие — типичным песням испанской каменки. Наряду с теми и другими в норме могут присутствовать комбинированные варианты, соединяющие в себе признаки песен обоих видов. У некоторых самцов именно эти комбинированные конструкции составляют основу их песенного репертуара (Панов, Грабовский, в печати).

Особо следует подчеркнуть отсутствие конгруэнтности между характерными особенностями песенного репертуара самцов и их фенотипическим обликом. Самцы с идентичными наборами окрасочных признаков могут обладать репертуарами либо с преобладанием характерных признаков плешанки или испанской каменки, либо имеют песни сугубо промежуточного характера. Это в наибольшей степени относится к самцам гибридных фенотипов («белоспинная плешанка», transfuga и т. д.), но в отдельных случаях действительно и для самцов, фенотипически соответствующих тому или другому виду.

Зона контакта в западном Прикаспии является, как мы полагаем, сравнительно молодой — в отличие от северо-восточного Прикаспия, где популяция испанской каменки бесспорно представляет собой достаточно древний изолят. Длительные процессы интрогрессивной гибридизации между этим видом и плешанкой привели к полному нивелированию первоначальных различий в песнях. Здесь мы уже практически не находим таких песенных вариантов, которые достаточно близко соответствовали бы типичной песне испанской каменки. Самцы всех известных отсюда фенотипов имеют напевы, в той или иной мере отвечающие характерным признакам песен плешанки. Речь идет не только о фенотипически чистых плешанках и обо всех вариантах гибридов («белоспинная плешанка»,

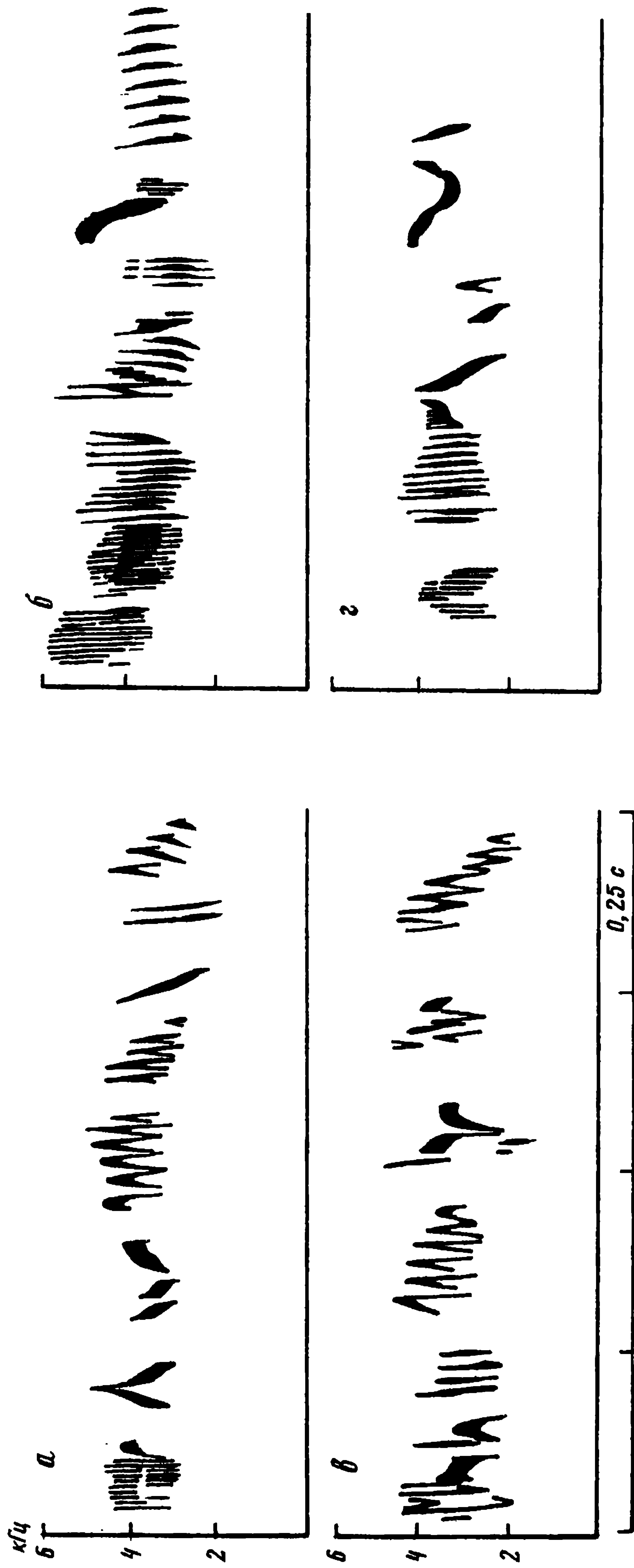


Рис. 52. Уменьшение различий в видоспецифических песнях Oenanthe pleschanka и O. hispanica при гибридизации в областях древнего совместного обитания

а — песня плешанки из Калбинского Алтая; *б* — песня испанской каменки из Закавказья; *в, г* — две песни самца с фенотипом «aurita» с п-ова Мангышлак

vittata, gaddi), но и о самцах с фенотипом aurita (рис. 52). Описанный процесс нивелирования межвидовых различий в песнях может быть результатом гибридизации, обучения либо совместного действия обоих этих факторов.

Мы не будем касаться здесь процессов уменьшения различий в моторике сигнального поведения, которое, вероятно, также имеет место в гибридных популяциях (например, у некоторых самцов с промежуточным фенотипом gaddi наряду с типичными моторными элементами, свойственными плешанке, наблюдаются весьма характерные для испанской каменки трепещуще-планирующие полеты). Можно думать, что нивелирование различий в песне происходит быстрее (за счет способности птиц к имитации), нежели нивелирование различий в других вокальных сигналах (имеющих более жесткую генетическую детерминацию) и в моторике демонстративного поведения. Однако на больших временах все эти процессы должны приводить к одинаковому результату — к уменьшению хиатуса в системах видовых опознавательных признаков и, как следствие этого, — к прогрессирующему углублению межвидовой гибридизации.

Подчеркнем, что изложенные факты явно противоречат гипотезе об увеличении межвидовых различий и об усилении эффективности прекопуляционных изолирующих преград в зонах вторичного контакта близких видов.

Помимо рассмотренной гипотезы, согласно которой начальная гибридизация (т. е. скрещивание между генетически чистыми особями плешанки и испанской каменки) стимулируется главным образом дефицитом конспецифических партнеров, можно высказать и другую. Суть ее в том, что самки одного или обоих этих видов попросту не обладают способностью распознавать конспецифических и неконспецифических самцов. В этом случае все описанные выше межвидовые различия, выявляемые наблюдателем, оказываются несущественными для самок, которым, собственно, и принадлежит основная инициатива в выборе полового партнера.

В пользу такого предположения свидетельствует генерализированный характер реакции самок обоих видов на конспецифических самцов с резко различными вариантами окраски. Например, самцы-первогодки испанской каменки в тусклом серо-буром наряде, подчас неотличимом от наряда самки [20], нередко приобретают самок еще в тот период, когда в популяции немало холостых самцов в окончательном брачном наряде (рис. 51) [21]. Как показывают наши эксперименты в поле, самки плешанки не делают различий между черногорлыми и белогорлыми самцами (Панов, Иваницкий, 1975б). О том же свидетельствуют данные автора и В. И. Грабовского, полученные путем мечения цветными кольцами каменок в Гобустане. В норме самка из года в год занимает одну и ту же территорию и формирует пару со своим прошлогодним самцом. Однако при исчезновении

[20] Холостые самцы в окончательном наряде иногда пытаются ухаживать за такими «буроспинными» самцами, как за самками.

[21] Самцы-первогодки прилетают на места гнездования и занимают территории в среднем позже, чем самцы более старших возрастных групп. В 1970 г. первогодки появились на участке наблюдений только 13—16 апреля, на две недели позже первых «взрослых» самцов. Запаздывая на пролете, годовики в массе своей вынуждены занимать субоптимальные местообитания, поскольку в оптимальных участках плотность населения достигает к этому времени весьма высокого уровня. Даже несмотря на сравнительно низкое качество своих территорий, самцы-первогодки, по-видимому, не уступают самцам в окончательном брачном наряде в способности привлечь самку на свой участок и образовать с ней брачную пару.

этого самца она может приобрести в качестве полового партнера самца с совершенно иным фенотипом. В одном случае самка с признаками плешанки в 1986 г. размножалась в паре с типичным самцом O. h. stapazina, а в 1987 г. — с гибридом-первогодком gaddi-vittata.

Подведем итог сказанному. Сумма поведенческих различий между плешанкой и испанской каменкой такова, что, по нашим представлениям, они могли бы служить основой достаточно надежных этологических барьеров при высокой численности и плотности обоих видов. Однако реально такая ситуация вряд ли возможна, поскольку при расширении ареалов обоих видов навстречу друг другу наступает момент, когда в промежутке между ними возникает смешанная и притом сильно разреженная популяция, где вероятность образования гибридных пар (за счет дефицита конспецифических партнеров) становится весьма высокой. Тенденция селиться небольшими локальными демами (Haffer, 1977a; Лоскот, 1983; наши данные) ведет к формированию гибридных микропопуляций в пространстве между движущимися навстречу друг другу ареалами родительских форм. Эти микропопуляции (демы) с высокой концентрацией гибридов оказываются очагами быстрого нивелирования морфологических и поведенческих различий между видами. Здесь формируется фонд особей, обладающих потенциями к выбору в качестве половых партнеров представителей обеих родительских форм — как в местах своего рождения, так и в случае выселения в ареалы аллопатрических популяций.

3.2.3В. Генетические факторы

Нами были изучены кариотипы плешанки (1 самец из Копетдага, 5 — из южного Алтая) и испанской каменки (2 самца и 2 самки из Закавказья). Кариотипы самцов первого вида из удаленных друг от друга регионов, так же как и кариотипы самцов разных видов, морфологически идентичны. У самцов каменки Z-хромосома представлена IV парой субметацентриков, как и у ряда других видов каменок. Есть основания полагать, что структурная гомология имеет место и в отношении W-хромосомы (см.: Булатова и др., 1971; Панов, Булатова, 1972а; Булатова и др., 1972; Bulatova, Panov, 1973).

Объем данных по плодовитости пар, сформированных из неконспецифических особей или имеющих в своем составе гибридов, пока ограничен — прежде всего в силу того, что в гибридных зонах видовая принадлежность самок не поддается надежной диагностике, так что в расчеты можно включать лишь сведения по тем парам, в которых самцы имеют гибридные фенотипы, а из популяции Мангышлака — также пары с самцами «aurita» (мы исходим из того, что эти самцы, скорее всего, также представляют собой гибридов разных поколений, которые в большинстве случаев должны находиться в парах с самками плешанки; см.: Панов, Иваницкий, 1975б и заключительные замечания к разделу 3.2.3).

Очевидно, плодовитость всех таких пар укладывается в размах соответствующих показателей для родительских форм. Число яиц в полных кладках плешанки для территории СССР 5,28±0,08 (n=86; по основным региональным сводкам и нашим данным), у испанской каменки 5,29± ±0,13 (n=24; Лоскот, 1983), в Закавказье 5,25±0,29 (n=4; Panow, 1974), в Испании 4,56±0,25 (n=18; Suarez, 1977).

В популяции Гобустана лишь немногие пары могут рассматриваться как конспецифические (см. рис. 42). По 4 кладкам (2 у пар плешанок, 2 — у одной пары испанских каменок) средняя равна 5,75±0,29. У 16 пар,

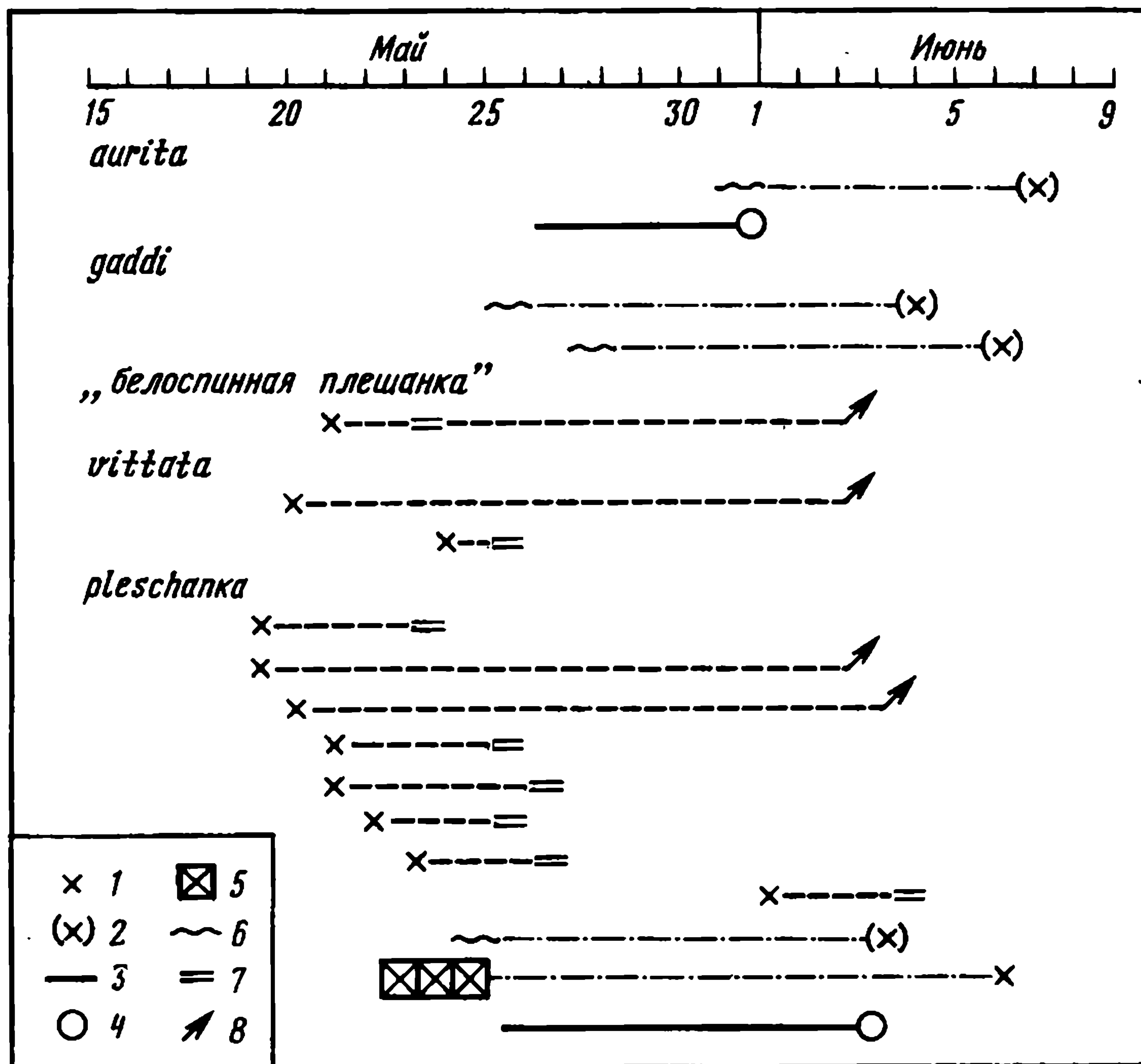


Рис. 53. Ход размножения у пар с самцами разных фенотипов в популяции п-ова Мангышлак в позднюю весну 1985 г. Даты вылупления птенцов (крестики), восстановленные по находкам гнезд, кладок, птенцов в гнездах и слетков.

1 — дата вылупления птенцов (±1—2 сут); *2* — максимально возможные даты вылупления; *3* — гнездостроение; *4* — готовые гнезда без кладок; *5* — даты откладки яиц; *6* — насиживание; *7* — даты обнаружения птенцов; *8* — даты обнаружения перепархивающих слетков. В двух других парах с самцами gaddi и vittata самки, по-видимому, не приступали к насиживанию соответственно 26.V и 5.VI

в которых хотя бы один из партнеров имел признаки гибридного происхождения, средняя величина кладки 5,13±0,26, для популяции в целом 5,20±0,19 (n=25, нет достоверных отличий от чистых популяций плешанки и испанской каменки). Из 11 кладок гибридных пар 3 (27,3 %) содержали по одному неоплодотворенному яйцу, успех вылупления составляет 94,4 %. В популяции в целом 6 из 19 кладок (31,5 %) содержали по одному неоплодотворенному яйцу и один птенец погиб при вылуплении. Успех вылупления составляет 92,6 % (данные автора и В. И. Грабовского).

В полиморфной популяции Мангышлака величина кладки в парах с самцами фенотипа pleschanka составляет 5,43±0,11 (n=35 по данным О. В. Митропольского, см.: Гаврилов, 1970), по нашим данным 4,60±0,26 (n=20). У 9 пар с белогорлыми и (или) белоспинными самцами 5,22±±0,24 (данные О. В. Митропольского и автора; нет достоверных отличий от чистых популяций родительских видов).

В Гобустане не отмечено отставания в сроках гнездования смешанных и гибридных пар. Подчас они находятся в числе первых, приступающих к размножению. Такая же картина наблюдалась на Мангышлаке в 1974 г. (см. 3.2.3А), однако в затяжную весну 1985 г. пары с белогорлыми самцами оказались в числе наиболее поздно гнездящихся (рис. 53). Такого

рода флуктуации не оказывают, вероятно, существенного отрицательного воздействия на судьбу этих уклоняющихся фенотипов, доля которых в популяции Мангышлака на протяжении многих лет остается сравнительно постоянной (см. рис. 38; Лоскот, 1983).

Многочисленность самцов с гибридными фенотипами во всех зонах контакта плешанки и испанской каменки заставляет усомниться в справедливости предположения о пониженной жизнеспособности гибридов. Существенно, что они могут быть встречены далеко за пределами гибридных зон. Так, самцы фенотипа «белоспинной плешанки» в период гнездования отмечены вплоть до центрального Копетдага и Б. Балхана на востоке и до восточных частей Нахичеванской АССР на западе (рис. 41, *г*), т. е. в радиусе около 350 км от ближайших зон гибридизации. Изредка они отмечаются и в еще более удаленных районах Кавказа и Малой Азии (Лоскот, 1986). Успешно расселяясь, особи гибридного происхождения осуществляют перенос чуждых генов в генетически чистые популяции плешанки и испанской каменки.

* * *

Анализ взаимоотношений между плешанкой и испанской каменкой представляет особый интерес для понимания принципа действия этологических преград и возможных причин их неэффективности. Дело в том, что на этом примере впервые с привлечением всестороннего сравнительно-этологического анализа показана возможность и закономерность интрогрессивной гибридизации между двумя формами, поведение которых во всех своих модальностях и на всех уровнях организации обладает несомненными чертами различий. Это дает возможность уйти от трюизма, гласящего, что гибридизируют формы, сходные по поведению, а репродуктивно изолированы несходные, и обратиться к эмпирическому выявлению тех степеней этологического несходства, которые необходимы и достаточны для поддержания надежной репродуктивной изоляции.

Ничуть не менее важен рассмотренный случай и в плане интерпретаций возможной эволюционной роли гибридизации. В частности, именно на этом примере основывается первая серьезная попытка трактовать гибридизацию в качестве возможного источника дискретного генетического полиморфизма (Haffer, 1977a).

В целом эта гипотеза представляется достаточно правдоподобной (особенно если принять во внимание возможность близких аналогий с ситуацией, рассмотренной в разделе 3,1, см. с. 119) и бесспорно полезной в эвристическом плане. В дополнение к результатам Ю. Хаффера нам удалось подтвердить его гипотезу в той ее части, которая постулирует гибридную природу фенотипа vittata (Панов, Иваницкий, 1973б; см. также нашу аргументацию в пользу гибридного происхождения фенотипа «белоспинной плешанки», близко напоминающего O. hispanica var. stapazina; 3.2.1В).

По мнению Ю. Хаффера, интересующие нас виды впервые вошли в контакт в южном Прикаспии в период между 13 тыс. и 6 тыс. лет тому назад. В то время оба вида были мономорфны: испанская каменка была представлена исключительно белогорлой aurita, а в популяции плешанки отсутствовала белогорлая vittata. В дальнейшем интенсивная интрогрессия способствовала миграции «генов черногорлости» на запад, в ареал испанской каменки (результат — появление здесь черногорлой морфы stapazina), и «генов белогорлости» на восток (результат — возникновение фенотипа vittata в ареале плешанки).

Однако в схеме Ю. Хаффера с трудом поддается объяснению асимметрия в пропорциях исходных и вторичных фенотипов к западу и к востоку от зоны гибридизации; если морфа stapazina по всему ареалу испанской каменки составляет не менее 50 % (а в восточных частях — до 86 %), то концентрация морфы vittata даже в западных частях ареала плешанки не превышает 1—3 % (а скорее всего — много ниже).

Очевидно, история взаимоотношений плешанки и испанской каменки может оказаться гораздо более причудливой, чем та, которая реконструирована Ю. Хаффером. В частности, не исключено, что эти виды гибридизировали задолго до появления сравнительно молодой зоны контакта в южном Прикаспии. Гибридизация между ними могла иметь место, во-первых, в Средиземноморье и, во-вторых, — далеко к востоку от современного ареала испанской каменки.

Предполагаемая зона древней гибридизации плешанки и испанской каменки в Средиземноморье. Этот регион, как мы полагаем, является областью первоначального расхождения двух весьма близкородственных видов. Об этом свидетельствует существование на о. Кипр хорошо дифференцированного подвида плешанки O. p. cypriaca. Ряд особенностей морфологии этой формы (малые размеры, половой монохроматизм и т. д.) позволяет рассматривать ее в качестве предковой по отношению к номинальному подвиду (аргументацию для других подобных случаев см.: Panow, 1983). Песня кипрской плешанки по характеру ближе к таковой испанской каменки, чем к песне номинативного подвида плешанки (см.: Sluys, Berg, 1982) [22].

Высокий процент морфы stapazina в ареале испанской каменки, не получивший специального объяснения в схеме Ю. Хаффера, становится более оправданным в свете гипотезы о широкой давней гибридизации между «праплешанкой» (типа O. p. cypriaca) и белогорлой испанской каменкой в Средиземноморье, где в результате сформировалась стабилизированная диморфная популяция при сохранении одного из родительских видов в древнем изоляте на о. Кипр.

Предполагаемая зона древней гибридизации плешанки и испанской каменки к востоку от Каспийского моря. Ранее мы предполагали, что популяция испанской каменки на п-ове Мангышлак, представленная исключительно белогорлым фенотипом aurita, является результатом однократной инвазии из основного ареала этого вида в Европе (из Закавказья). Фенотипическое своеобразие этой локальной популяции испанской каменки мы были склонны объяснять эффектом основателя и (или) действием генетико-автоматических процессов (Панов, Иваницкий, 1975б).

В той же работе была высказана мысль, что присутствие фенотипа vittata в ареале плешанки обязано миграции гибридных особей из популяции Мангышлака. Однако сравнительно высокая частота этого фенотипа на юге Средней Азии (см. 3.2.1) делает эту трактовку уязвимой для критики (Лоскот, 1982) и стимулирует поиск других объяснений.

Не исключено, что ареал испанской каменки (первоначально представленный только фенотипом aurita) некогда распространялся к востоку значительно далее Мангышлака и юго-западных окраин Устюрта (впервые эта мысль высказана О. В. Митропольским, личное сообщ.). В этом случае vittata в останцовых горах Кызылкумов представляет своего рода

[22] В свете сказанного трудно согласиться с точкой зрения, что кипрская популяция была основана особями номинативного подвида, осевшими на острове во время сезонных миграций (Haffer, 1977a).

реликтовый фенотип («эхо протогенома» aurita — если следовать образному выражению в работе Graves, 1982), в свое время возникший здесь в ходе гибридизации испанской каменки и плешанки. В свете сказанного стабилизированный фенотип vittata действительно можно рассматривать в качестве индивидуальной вариации (морфы) плешанки в среднеазиатских популяциях, а также в других, более восточных частях ее ареала (где присутствие единичных особей vittata может быть обязано миграциям ответственного за белогорлость генетического фактора).

Согласно этим рассуждениям в популяциях юга Средней Азии со временем оказались утраченными все те фенотипы, которые в настоящее время еще встречаются на Мангышлаке, за исключением двух наиболее многочисленных здесь (pleschanka и vittata). С этой точки зрения ситуация на Мангышлаке может рассматриваться как предшествующая той, при которой плешанка оказывается представленной двумя морфами, из которых vittata крайне редка. Иными словами, популяция Мангышлака иллюстрирует собой некий переходный этап между гибридной (подверженной высокой изменчивости) и полиморфной (стабилизированной) популяцией.

Важно подчеркнуть, что на Мангышлаке высокой изменчивости подвержен не только состав местной популяции в целом, но и сам фенотип vittata (в частности, его можно связать рядом переходных вариантов с фенотипом gaddi). С этой точки зрения vittata из данного региона представляет собой скорее «гибридный» фенотип, нежели проявление генетического полиморфизма в строгом смысле этого термина (см. преамбулу к разделу 3.1). Если же рассматривать vittata в качестве «морфы», то непонятно, морфой какого именно вида она здесь является. Назвав фенотип vittata «морфой», последовательным было бы точно так же обозначить и фенотип «aurita» (который, как и vittata, нечетко очерчен в этом регионе в своих окрасочных признаках). В таком случае оба эти фенотипа, как и все прочие в данной популяции, должны быть охарактеризованы в качестве вариантов некой полиморфной общности гибридогенного происхождения.

В свете сказанного возникает чисто методическая проблема проведения границ ареалов таких форм, которые широко гибридизируют друг с другом. В частности, можно ли вообще считать Мангышлак принадлежащим современному ареалу испанской каменки? Тот же вопрос возникает и в отношении северо-западного Дагестана, где доля самцов с фенотипом испанской каменки не превышает в смешанной популяции 6 % и где она беспрепятственно гибридизирует с плешанкой.

Едва ли правомерно расширять ареал испанской каменки вплоть до центрального Копетдага, как это делают некоторые авторы (Степанян, Степанян, 1972; Лоскот, 1976, 1983; Мищенко, 1983), на том основании, что здесь в гнездовое время в небольшом числе встречаются самцы с фенотипом «белоспинной плешанки» (3.2.1А, В). Учитывая все то, что свидетельствует о гибридной природе этого фенотипа, указанная точка зрения представляется нам ошибочной (см.: Панов, 1986).

3.3. Европейский жулан Lanius collurio Linnaeus, 1758 — туркестанский жулан L. phoenicuroides (Schalow, 1875) — даурский жулан L. isabellinus speculigerus Taczanowski, 1874

Вопрос о таксономическом статусе этих форм дискуссионен. В частности, принятое многими систематиками выделение европейского жулана в самостоятельный вид, с нашей точки зрения, оправдано лишь в рамках морфологической, но не биологической концепции вида. Присоединяясь к этой позиции, мы считаем возможным на тех же основаниях выделить туркестанского жулана в качестве самостоятельного вида из комплекса «L. isabellinus». Видовую самостоятельность туркестанского жулана (вопреки факту его широкой гибридизации с L. collurio и, возможно, с L. isabellinus s. str.; см.: Крюков, Панов, 1980) признают и другие авторы (Корелов, 1970; Нейфельдт, 1978). Мы рассматриваем даурского жулана не как географическую расу L. phoenicuroides, а как члена группы буланых жуланов L. isabellinus s. str. (см. также: Нейфельдт, 1986).

В любом случае здесь мы имеем дело с популяциями высоких рангов, степень дивергенции которых по всем комплексам признаков бесспорно превышает подвидовой уровень.

Европейский, туркестанский и даурский жуланы хорошо различаются по целому ряду размерных признаков (рис. 54), по окраске оперения (даурский жулан отличается от двух других также окраской клюва), по степени развития полового дихроматизма (максимального у L. collurio и минимального у L. phoenicuroides), а также особенностями гнездостроительного и сигнального поведения (см.: Панов, Крюков, 1973; Panow, 1983; 3.3.2). Несмотря на все эти различия, названные формы вступают в гибридизацию во всех ныне известных зонах их контакта (рис. 55).

3.3.1. Фенотипический облик популяций жуланов и состав размножающихся пар в зонах вторичного контакта

В настоящее время известно 4 региона, где имеет место обмен генами между европейским и туркестанским жуланами (Иран, северо-западный, северный и восточный Казахстан). С даурским жуланом европейский гибридизирует в южном Алтае. Характер взаимоотношений названных форм в каждом из перечисленных регионов иллюстрирует разные типы пространственных отношений между гибридизирующими популяциями (аллопатрия с тенденцией к парапатрии; симпатрия; аллопатрические ареалы, разделенные ареалом гибридных популяций) и всю гамму размаха гибридизации — от сугубо эпизодической до интрогрессивной.

3.3.1А. Гибридизация европейского и туркестанского жуланов в Иране и Копетдаге

Сведения из этого региона ограниченны. Они дают основания предполагать, что в юго-западном Иране (горы Загрос: провинции Лурестан и Бахтиария) обитает только европейский жулан (форма L. collurio cobylini). Хотя западная граница ареала туркестанского жулана проводится примерно в 100 км восточнее (Mauersberger, Portenko, 1971), анализ

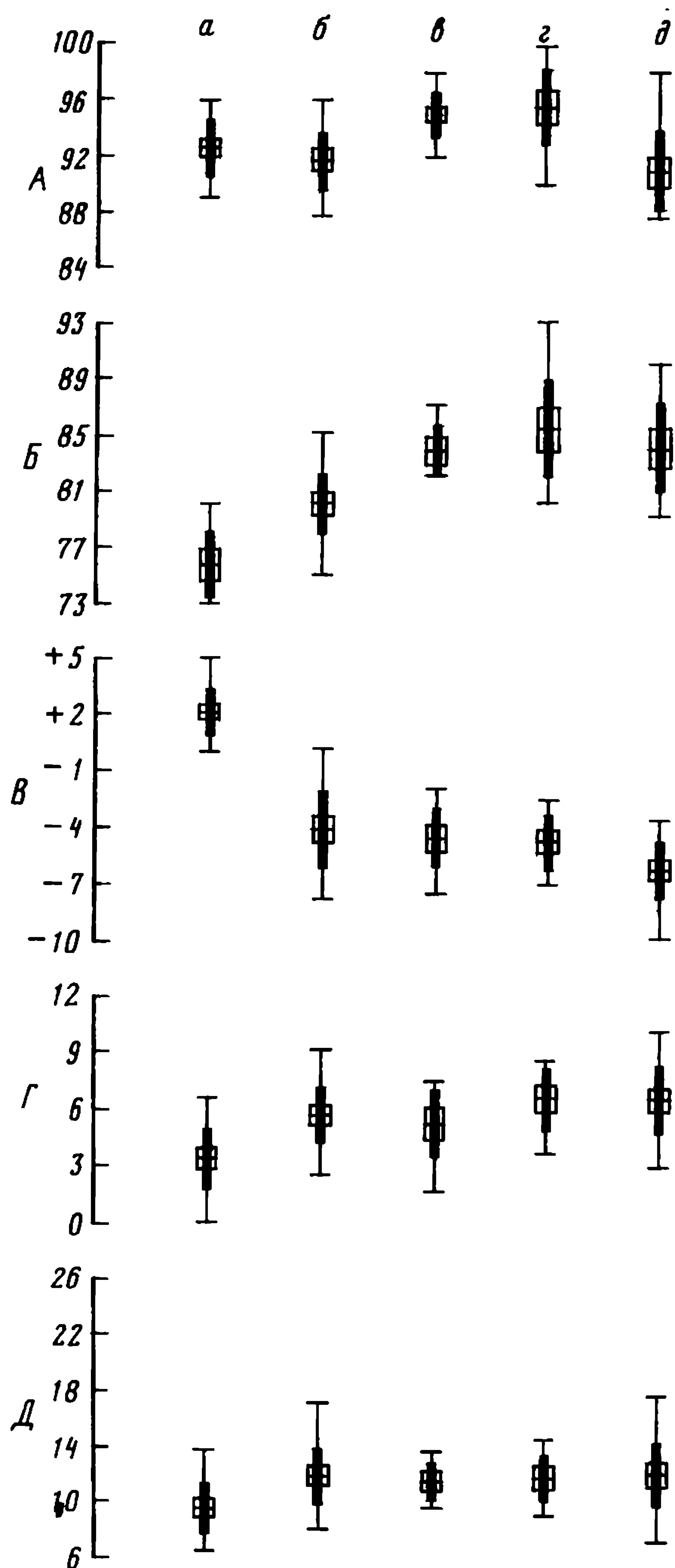


Рис. 54. Изменчивость некоторых размерных признаков (в мм) европейского, туркестанского и буланых жуланов *А* — длина крыла (мм), *Б* — длина хвоста (мм), *В* — расстояние между концами II и V первостепенных маховых (мм); (плюс — II длиннее V, минус — II короче V), *Г* — расстояние между концами больших кроющих кисти и концом I махового (мм), *Д* — расстояние между концами средних и крайних рулевых (мм)

а — collurio (37 экз. из европейской части СССР), *б* — phoenicuroides (34 экз. из южного Узбекистана), *в* — speculigerus (18 экз. из Забайкалья), *г* — tsaidamensis (19 экз. из Цайдама и Гоби), *д* — isabellinus (35 экз. пролетных и зимующих, из Средней Азии). Из: Панов, Крюков, 1973

серии европейских жуланов из Загроса «несомненно свидетельствует о довольно свободном обмене генами» между местными популяциями этого вида и туркестанским жуланом (Vaurie, 1955, с. 3).

Северо-восточнее, в восточных предгорьях Эльбурса, ареал L. c. cobylini простирается к востоку примерно до 55° в. д. (хотя возможна дисперсия особей и далее к востоку, в Копетдаг; см. ниже). Здесь, вероятно, европейский жулан доминирует, а туркестанский встречается значительно реже (Зарудный, 1896; Sarudny, 1911). И в этом регионе фенотип европейского жулана испытывает несомненное влияние притока генов туркестанского жулана (Paludan, 1940).

Еще далее к востоку и к северо-востоку, уже в пределах СССР, мы наблюдали на гнездовании только туркестанского жулана, который здесь обычен (западный Копетдаг) или даже весьма многочислен (центральный Копетдаг). В этих регионах европейский жулан нами на гнездовании достоверно не отмечался ни разу, хотя изредка такие случаи имеют место (Зарудный, 1896; Н. А. Формозов, личное сообщ.). Отсюда и из прилежащих районов северного Ирана Н. А. Зарудный приводит сведения по гнездованию двух чистых пар европейского жулана, одной смешанной (самец — европейский жулан, самка — туркестанский) и пары, состоявшей из гибридного самца и самки туркестанского жулана. Он же (Зарудный, 1900) специально отмечает, что окрасочные признаки весьма обычного здесь туркестанского жулана отличаются исключительным постоянством.

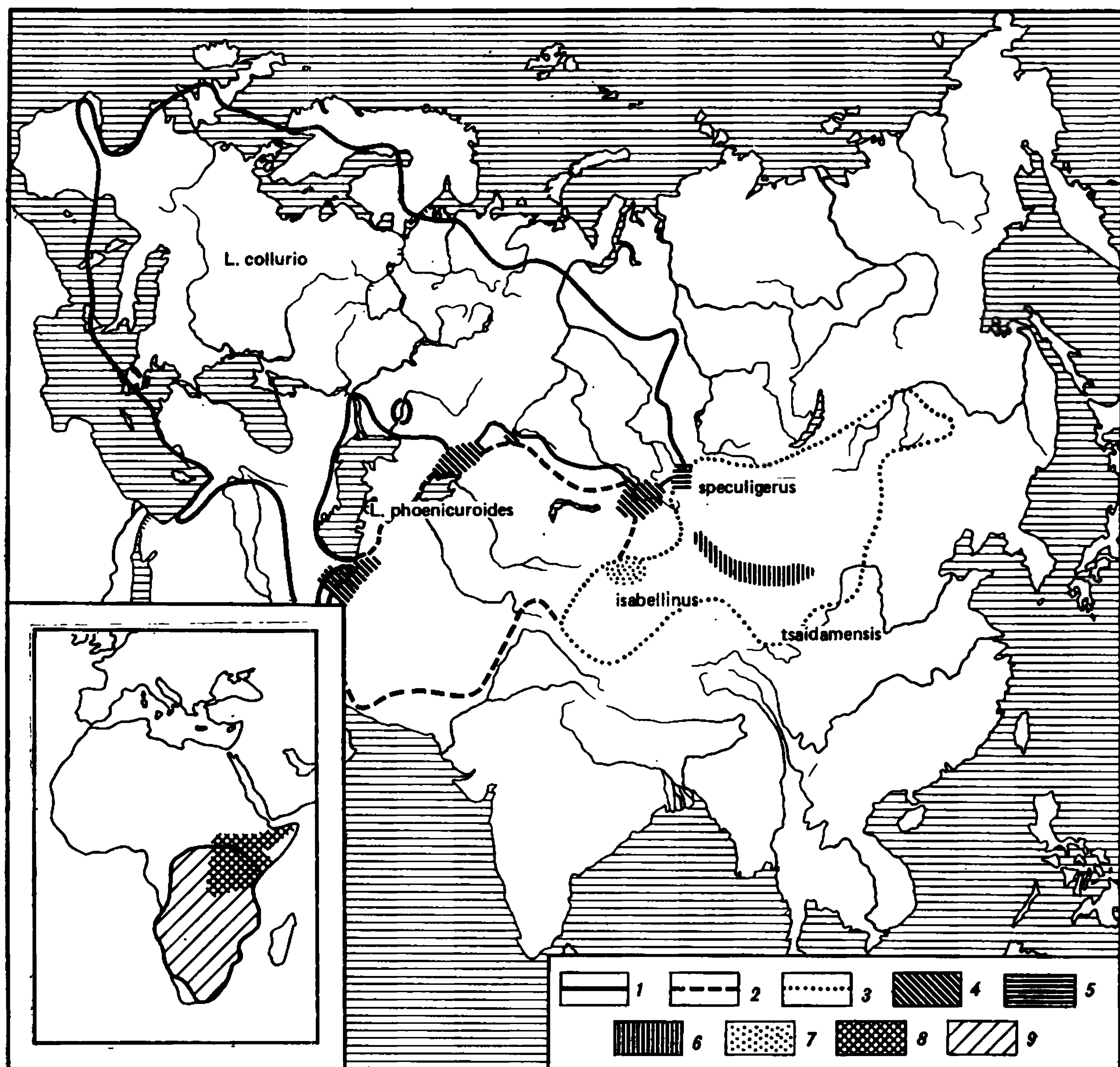


Рис. 55. Ареалы Lanius collurio, L. phoenicuroides и L. isabellinus

1 — граница ареала L. collurio; *2* — то же, L. phoenicuroides; *3* — то же, L. isabellinus; *4* — гибридные зоны L. collurio × L. phoenicuroides; *5* — то же, L. collurio × L. isabellinus speculigerus; *6* — то же, L. i. isabellinus × L. i. speculigerus; *7* — предполагаемый район гибридизации L. phoenicuroides и L. i. isabellinus; *8* — зимовки L. phoenicuroides; *9* — зимовки L. collurio (зимовки L. isabellinus см. рис. 63). По: Mauersberger, Portenko, 1971; Крюков, Панов, 1980; неопубл. данные О. В. Митропольского и автора

Таким образом, ситуация в Копетдаге и в северо-восточном Иране формально может быть обозначена как «зона перекрывания с ограниченной гибридизацией». Однако фактически истинной симпатрии здесь может и не быть, если, как мы полагаем, присутствие единичных особей европейского жулана в популяции туркестанского носит совершенно нерегулярный характер, будучи обязанным дисперсии либо пульсациям юго-восточной границы ареала первого вида. В этом случае «ограниченность» гибридизации в данном регионе обязана просто исключительной редкости европейского жулана.

3.3.1Б. Гибридизация европейского и туркестанского жуланов в северо-западном и северном Казахстане

Взаимоотношения названных видов в этом обширном регионе пока остаются недостаточно изученными. Исследования проводились в двух участках: на севере Арало-Каспийского бассейна (долины рек Эмба, Иргиз и Тургай, Приаральские Каракумы; Сушкин, 1908; Крюков, 1977) и в окрестностях оз. Тенгиз (Андрусенко, Хроков, 1981; Panow, 1983).

Северное Приаралье принято включать в ареал туркестанского жулана. Южную границу ареала европейского жулана обычно проводят примерно в 300 км севернее — по линии Фурманово—Наурзум—Целиноград—Семипалатинск (Гаврилов и др., 1968; Корелов, 1970). Согласно данной схеме, ареалы интересующих нас видов могут считаться аллопатричными (Степанян, 1983). Однако целый ряд фактов свидетельствует в пользу того, что пространственный разрыв здесь менее значителен (т. е. допустима парапатрия, обязанная, например, пульсациям границ ареалов и другим факторам; см. 3.3.1А) и что местные популяции туркестанского жулана несут на себе отпечаток гибридизации с европейским (независимо от того, происходит ли эта гибридизация в настоящее время или имела место в прошлом). Конспективно эти факты сводятся к следующему.

1. В ареале туркестанского жулана встречаются в летний период особи с фенотипом collurio и несомненные гибриды (типа «elaeagni» — рис. 56), неотличимые от таковых из зон контакта туркестанского и европейского жуланов в южной Туркмении и восточном Казахстане. Особи с этими фенотипами могут принимать участие в размножении (Сушкин, 1908).

2. Фенотип туркестанского жулана в рассматриваемом регионе подвержен высокой изменчивости. Здесь встречаются особи, отвечающие диагнозу номинативной формы, птицы типа «karelini» (наиболее многочисленные) и особи, переходные между теми и другими (Сушкин, 1908; Крюков, 1977).

3. В согласии с мнением многих авторов (Stegmann, 1930; Сушкин, 1938; Шнитников, 1949; Панов, 1972; Voous, 1979) «karelini» не является географической расой туркестанского жулана, но представляет собой продукт его гибридизации с европейским жуланом. В пользу этой точки зрения свидетельствуют данные морфометрического анализа (рис. 57). Следует подчеркнуть, что, подобно экземплярам типа «karelini», данные по которым приведены на этом рисунке, 4 из 12 самцов «karelini», добытых П. П. Сушкиным (1908), по тем или иным особенностям формулы крыла уклоняются в сторону европейских жуланов. Кроме того, у одного из этих четырех самцов и у двух других имеется чернота на рулевых, типичная для гибридов phoenicuroides × collurio. Аналогичные данные об уклонении ряда особей (до 30—35 %) туркестанского жулана из северного Приаралья в сторону европейского по размерным и окрасочным признакам получены А. П. Крюковым (1977).

Переходя к анализу ситуации в северо-восточном Казахстане, отметим прежде всего черты ее сходства с предыдущей. До недавнего времени южную половину Целиноградской области относили к межареальному пространству, расположенному южнее области распространения европейского жулана и севернее — туркестанского (Корелов, 1970). Как выяснилось позже (Panow, 1983), причиной длительного отсутствия сведений

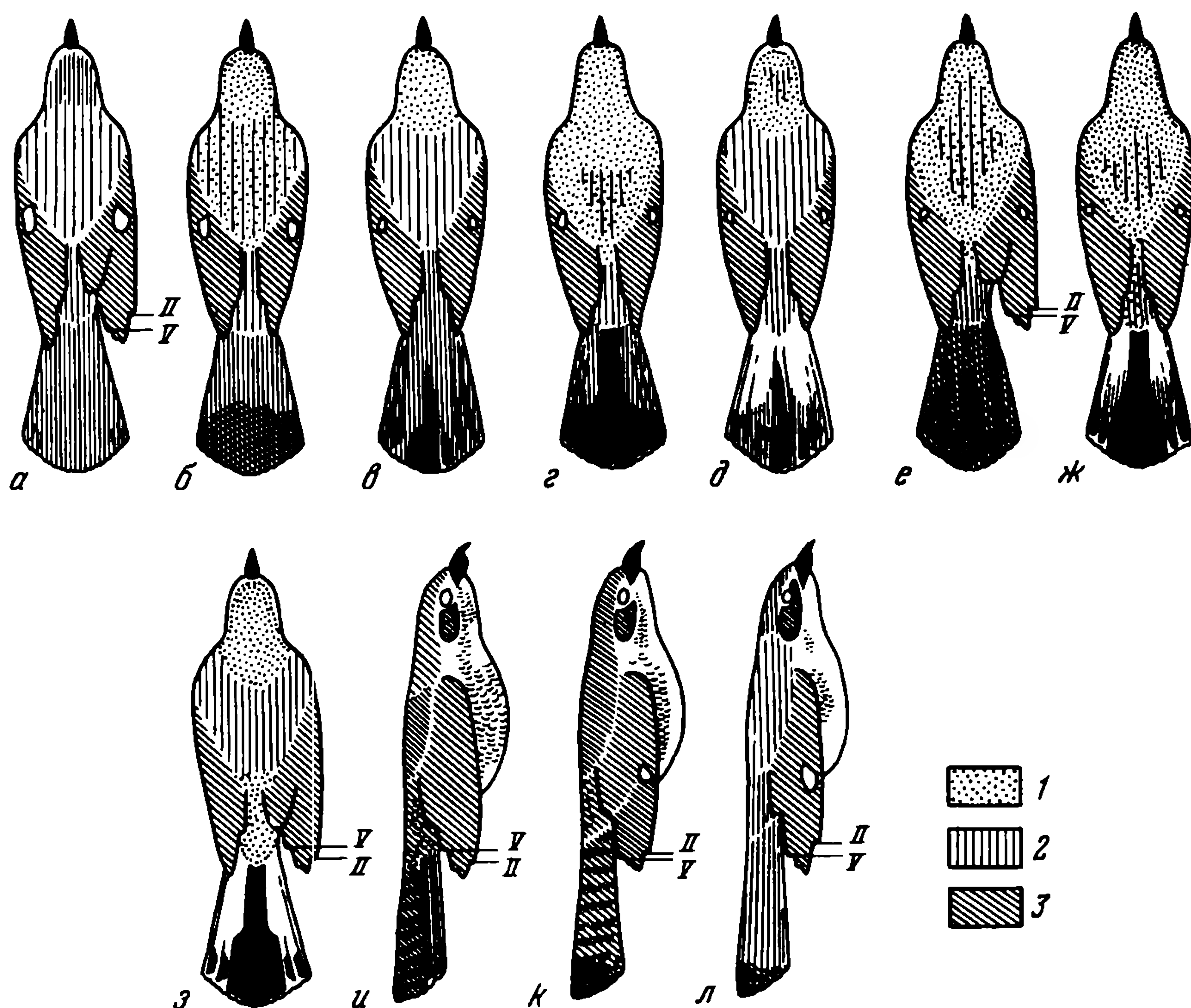


Рис. 56. Окраска Lanius phoenicuroides, L. collurio и их гибридов

Цвет: *1* — серый, *2* — рыже-каштановый, *3* — бурый. *а* — L. phoenicuroides; *б* — «varia»; *в* — «bogdanowi»; *г* — «raddei»; *д* — «elaeagni»; *е* — «karelini»; *ж* — «velizhanini»; *з* — L. collurio, самец; *и* — L. collurio, самка; *к* — гибрид, самка; *л* — L. phoenicuroides, самка. Из: Панов, 1972

о гнездовании жуланов в этом регионе является крайняя разреженность местной гнездящейся популяции. В последние годы на территории Кургальджинского заповедника и его ближайших окрестностей зарегистрировано гнездование европейского жулана (пара со слетками 28.VII 1979 г. на восточном берегу оз. Кипшак), туркестанского жулана (гнездо на юго-западном побережье оз. Тенгиз 10.V 1978; взрослая птица со слетками на северном побережье того же озера 23.VII 1987 г.) и пар, состоящих из особей с промежуточной окраской (пара у гнезда на юго-западном побережье оз. Тенгиз 8.VII 1978; 3 пары со слетками на северном побережье 6.VII 1985 г.) (Panow, 1983; Андрусенко, личное сообщ.). Таким образом, здесь перед нами типичный пример алло-парапатрии вкупе с устойчивым потоком генов между родительскими формами, осуществляемым через предельно разреженную смешанную (гибридную) популяцию.

О широком размахе гибридизации можно судить по серии тушек, собранных Н. Н. Андрусенко в Кургальджинском заповеднике (в основном в период весеннего пролета во второй половине мая). Из 11 взрослых самцов, добытых в разные годы с 13 по 20 мая, 4 являются бесспорно гибридами (лишь у одного из них преобладают признаки phoenicuroides). Из 7 других самцов с общим обликом collurio 5 несут на себе влияние генов туркестанского жулана (рыжина на надхвостье, белые «зеркальца» на

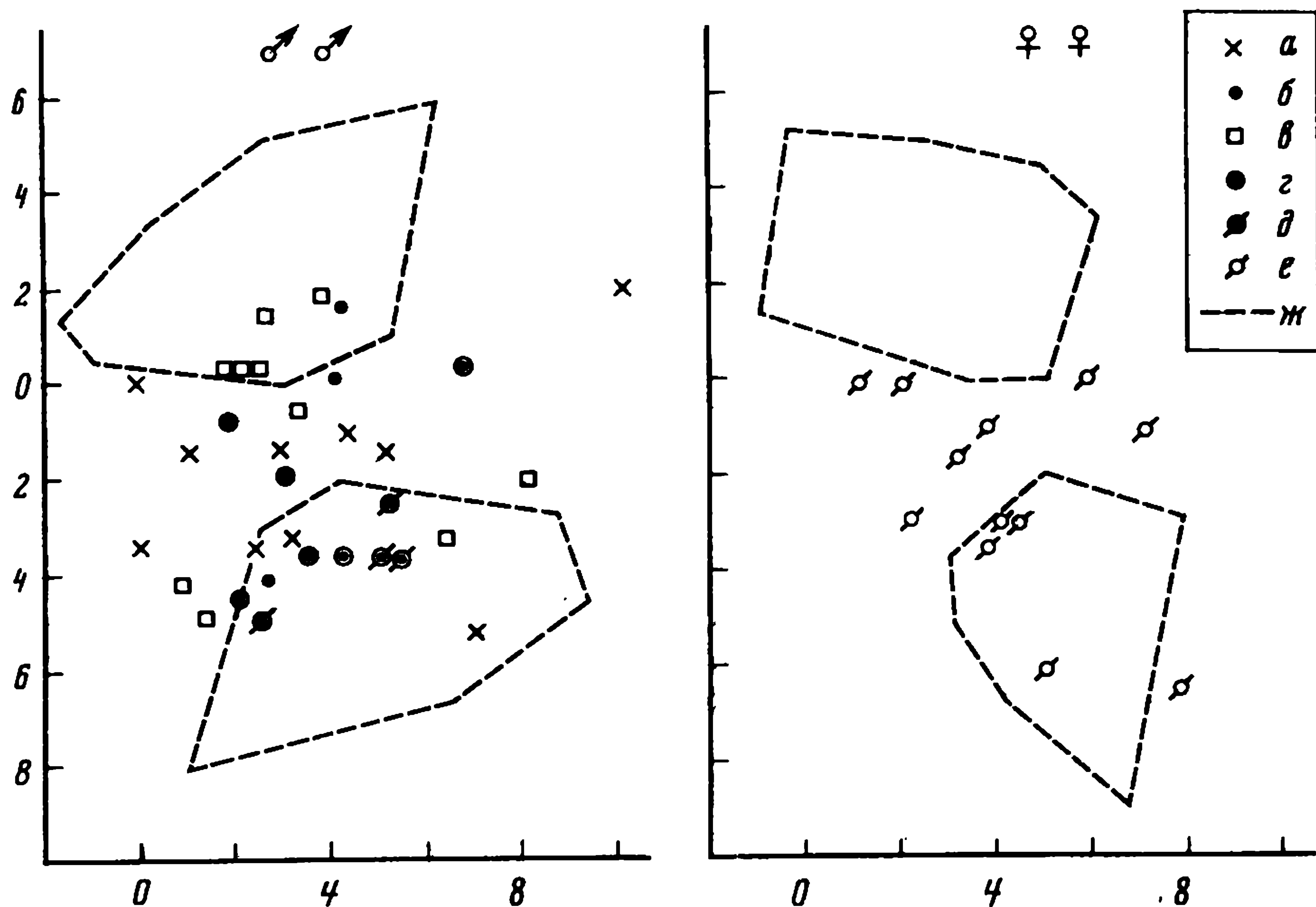


Рис. 57. Изменчивость по двум признакам гибридных популяций из Зайсанской котловины и хребта Тарбагатай (восточный Казахстан)

По оси абсцисс — расстояние между концами кроющих кисти и концом I махового (мм); по оси ординат — расстояние между концами II и V первостепенных маховых (мм): при положительных значениях II>V, при отрицательных — V>II.

а — самцы, сходные по окраске с Lanius phoenicuroides; *б* — то же, с L. collurio; *в* — самцы, промежуточные по окраске; *г* — самцы «karelini»; *д* — самцы «karelini» из северного Приаралья; *е* — гибридные самки; *ж* — типичный размах изменчивости в чистых популяциях L. collurio (вверху) и L. phoenicuroides (внизу). Из: Панов, 1972

крыльях). Еще 2 явно гибридных самца добыты в первой декаде июня. Только один из 13 самцов окрашен по типу «karelini». Из 10 самок 2 имеют несомненно гибридное происхождение, у одной преобладают признаки collurio, и 7 можно рассматривать в качестве «чистых» европейских жуланов. Таким образом, доля промежуточных фенотипов составляет не менее 84 % среди самцов и 20—30 % среди самок [23].

По мнению Н. Н. Андрусенко, основная масса жуланов, довольно многочисленных на пролете в окрестностях озер Тенгиз и Кургальджино, гнездится севернее этого региона. Таким образом, не только южная (Андрусенко, Хроков, 1981), но и северная часть Целиноградской области входят в зону интрогрессии.

[23] Как известно, у видов с хорошо выраженным половым дихроматизмом выявление гибридов среди самок более затруднительно, чем среди самцов.

3.3.1В. Зона интерградации европейского и туркестанского жуланов в восточном Казахстане

Факт широкой гибридизации этих видов в указанном регионе был известен давно (см., например: Корелов, 1970). Более углубленное изучение данной ситуации (Панов, 1972; Панов, Крюков, 1973) показало, что ареалы туркестанского и европейского жуланов разделены здесь обширной областью (шириной около 300 км), населенной гибридными популяциями (рис. 58). Эта ситуация по схеме Л. Шорта (Short, 1969a) может быть обозначена как «гибридная зона» с градиентом от признаков (размерных и окрасочных) одного вида к признакам другого (рис. 58, 60).

Пространственная динамика фенотипического состава гибридных популяций иллюстрируется анализом ситуаций в трех точках, расположенных в вершинах равнобедренного треугольника с двумя сторонами протяженностью порядка 250 км (между точками 1 и 2, 2 и 3) и третьей стороной около 120 км (точки 1—3).

1. Популяция из долины р. Нарым (популяция № 13 на рис. 58 и 59) фенотипически близка к типичным collurio. Генетическое влияние на нее туркестанского жулана выражается в слабом порыжении серых участков оперения головы и надхвостья у части самцов. За счет этого среднее значение гибридного индекса окрасочных признаков увеличивается до 2,0 — против 0,8—1,3 для популяций чистых collurio из Европы и Западной Сибири.

2. Популяция верховьев Р. Чар (см. рис. 58, популяция № 9) по сравнению с предыдущей более гетерогенна. Средний гибридный индекс по окраске самцов равен здесь 6,1, поскольку наряду с экземплярами типа «collurio», близким по окраске к таковым из долины р. Нарым (7 особей), в данном регионе гнездятся гибриды типа «infuscatus» (см.: Сушкин, 1908) и особи с еще большим развитием бурого цвета на голове и спине и рыжего — на хвосте (в общей сложности также 7 экз. среди 14 добытых). Отметим специально, что здесь не найдены птицы, соответствующие типовому экземпляру «karelini» (Богданов, 1881), и лишь один самец мог подходить под весьма неопределенный диагноз «karelini», данный Л. С. Степаняном (1978).

Из 12 пар, для которых есть данные по фенотипам самца и самки, в 7 у обоих партнеров явно преобладали признаки европейского жулана. Однако тщательный анализ окрасочных и метрических признаков 3 самцов, добытых из этих пар, позволяет допустить влияние на их фенотип генов туркестанского жулана (рис. 61). Еще 3 самца этого фенотипа, ранее удачно обозначенного как «pseudocollurio» (Sushkin, 1906), имели самок бесспорно гибридного происхождения. Один первоначально холостой самец типа «collurio» после отстрела такого же самца присоединился к его самке (окрашенной по типу европейского жулана). В двух парах оба партнера были гибридами, причем в одной из них самец по сумме признаков уклонялся в сторону туркестанского жулана (при этом он имел ярко-каштановую, как у европейского жулана, окраску спины).

У одной самки с фенотипом «collurio» и у 2 гибридных, добытых 1 июня, были сильно увеличенные яичники с крупными фолликулами (в одном случае — яйцо в яйцеводе). На рубеже первой и второй декады июня 5 пар («collurio» × «collurio») имели слетков, у 2 («collurio» × × «collurio»; самец «collurio» × самка гибрид) в гнездах находились 6 и

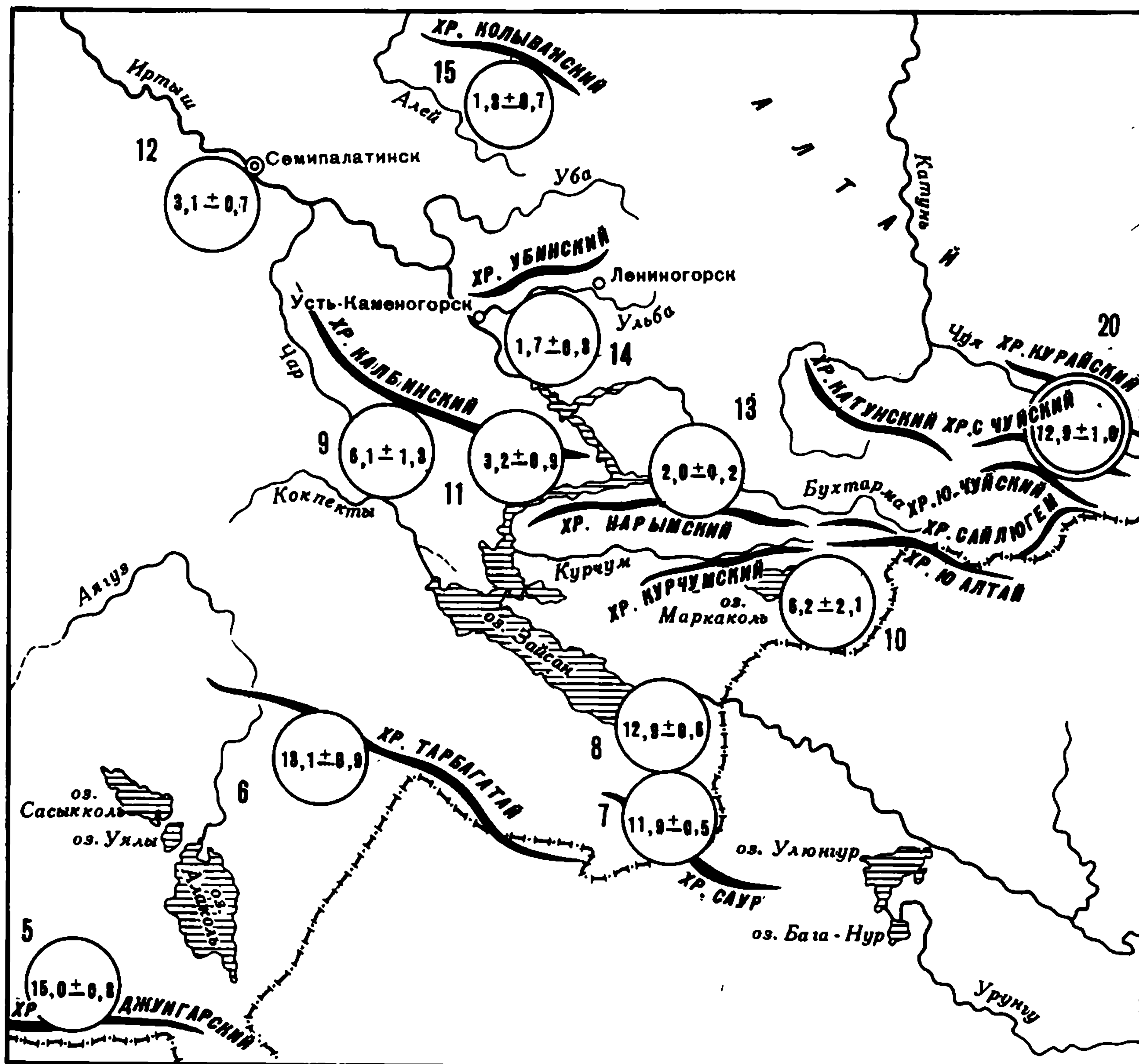


Рис. 58. Зона интерградации Lanius collurio и L. phoenicuroides в восточном Казахстане и в западных предгорьях Алтая

Цифры внутри кружков — средний индекс суммы окрасочных признаков для данной популяции; цифры около кружков — номера популяций (см. рис. 59); двойной кружок — область гибридизации L. collurio и L. isabellinus speculigerus в Чуйской степи. Из: Панов, Крюков, 1973

5 птенцов накануне вылета (7—8.VII). Запаздывали с размножением 2 пары «collurio» × «collurio»; гибрид × гибрид): только что вылупившиеся птенцы (по 4) 16.VII. Наиболее поздно размножался гибрид типа «phoenicuroides» в паре с гибридной самкой (копуляцию наблюдали 12.VII). Средняя величина 4 кладок 4.75 яйца (см.: Панов, Крюков, 1973).

3. В популяции из южной части Зайсанской котловины (см. рис. 58, 59, популяция № 8), в отличие от двух предыдущих, уже явно доминируют признаки L. phoenicuroides (средний гибридный индекс по окраске составляет 12,9 против 15,0—18,0 для чистых популяций туркестанского жулана). Наряду с самцами, соответствующими диагнозу L. phoenicuroides, здесь найдены гибриды с фенотипами «varia», «bogdanovi», «elaeagni» и др. (см. рис. 56, *б, в, д*). Вместе с тем из 14 самцов нашей единовременной выборки лишь один соответствовал типовому экземпляру «karelini» и один имел окраску типа «collurio». Экземпляр типа «velizhanini» (рис. 56, *ж*) служит прекрасной иллюстрацией утраты гибридами бурых

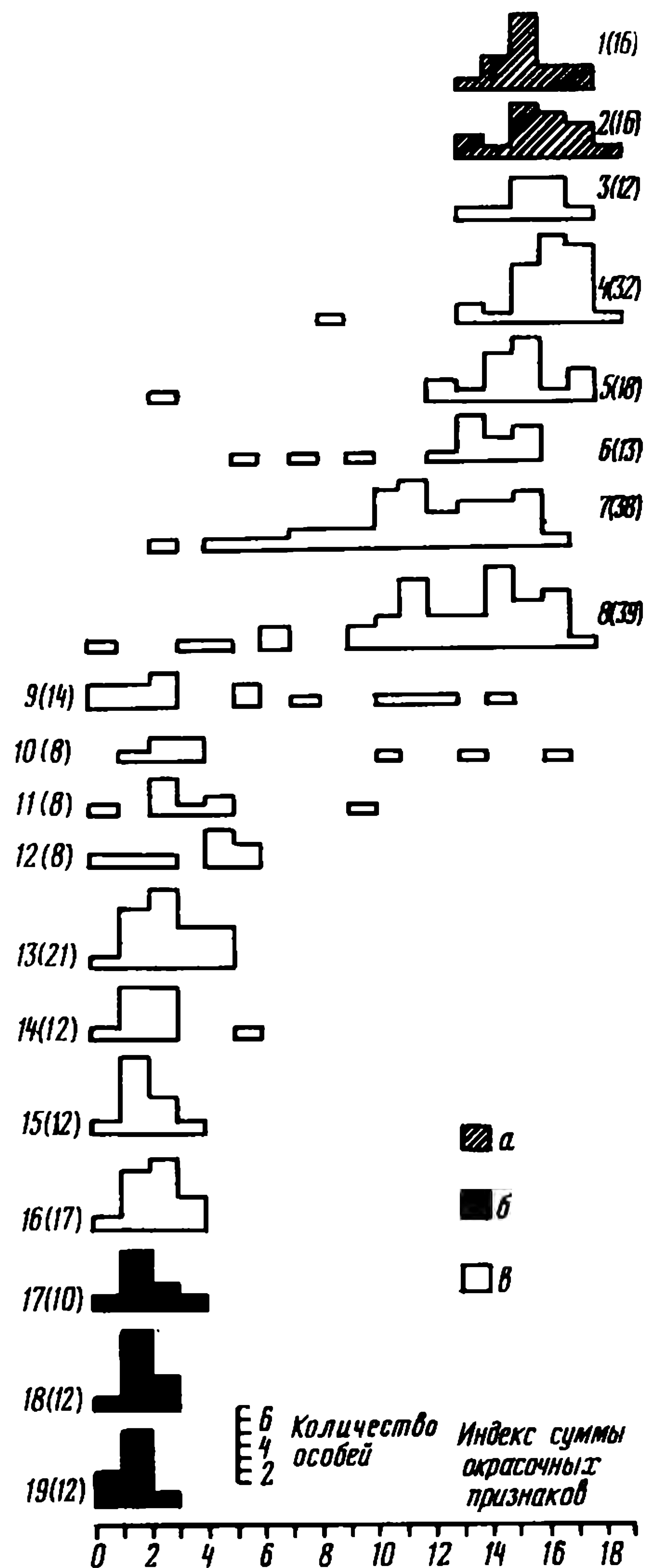


Рис. 59. Изменчивость суммы окрасочных признаков в чистых популяциях Lanius phoenicuroides (*а*), L. collurio (*б*) и в популяциях, локализованных в центре и по краям гибридных зон (*в*)

По оси абсцисс — индекс суммы окрасочных признаков; высота столбиков — количество особей с данным гибридным индексом. *1—19* — номера популяций. Цифры в скобках — число исследованных самцов.

1 — Ферганская долина (Узбекистан); *2* — Киргизия; *3* — Прибалхашье; *4* — окрестности г. Алма-Ата; *5* — Джунгарский хребет; *6* — хребет Тарбагатай; *7* — хребет Саур; *8* — Зайсанская котловина; *9* — долина р. Чар; *10* — окрестности оз. Маркаколь; *11* — южные предгорья Калбинского хребта (Алтай); *12* — окрестности г. Семипалатинска; *13* — долина р. Нарым; *14* — предгорья Убинского хребта; *15* — предгорья Колыванского хребта; *16* — Салаирский кряж; *17* — Западная Сибирь; *18* — Южный Урал; *19* — Поволжье. Из: Панов, Крюков, 1973

пигментов в контурном оперении верхней части тела, что характерно и для фенотипа «karelini».

В период с 31.V по 3.VI гнезда всех пар, независимо от фенотипов брачных партнеров (самец «phoenicuroides» × самка гибрид; самец «collurio» × самка гибрид и др.) содержали яйца разной степени насиженности. У пары гибрид × гибрид была неполная кладка из 3 яиц (у самки яйцо в яйцеводе). Средний размер 5 полных кладок, 5,0 яиц (подробнее см.: Панов, 1972).

Приведенные выше данные никак не согласуются с недавно высказанной точкой зрения (Степанян, 1983), что в восточном Казахстане имеет место ситуация перекрывания ареалов L. collurio и «L. isabellinus karelini» с ограниченной гибридизацией между ними. Эта гипотеза глубоко уязвима в обоих своих центральных пунктах. Прежде всего ошибочно положение, согласно которому в гибридизацию в восточном Казахстане вовлечена наряду с европейским жуланом мифическая форма «karelini», а не номинативный phoenicuroides. Эта точка зрения находится в явном противоречии с нашими данными о редкости фенотипа «karelini» в тех популяциях L. phoenicuroides, ареал которых непосредственно примыкает к ареалу гибридных популяций восточного Казахстана. Ни здесь, ни где-либо в другом месте «karelini» не образуют гомогенных популяций и потому вообще не могут быть выделены в самостоятельный таксон. В одной части ареала, приписываемого Л. С. Степаняном (1978, 1983) форме «L. isabellinus karelini», особи с подобным типом окраски встречаются наряду с типичным туркестанским жуланом — зачастую в меньшинстве (Крюков, 1977; Митропольский, 1980; Panow, 1983), а в другой полностью отсутствуют

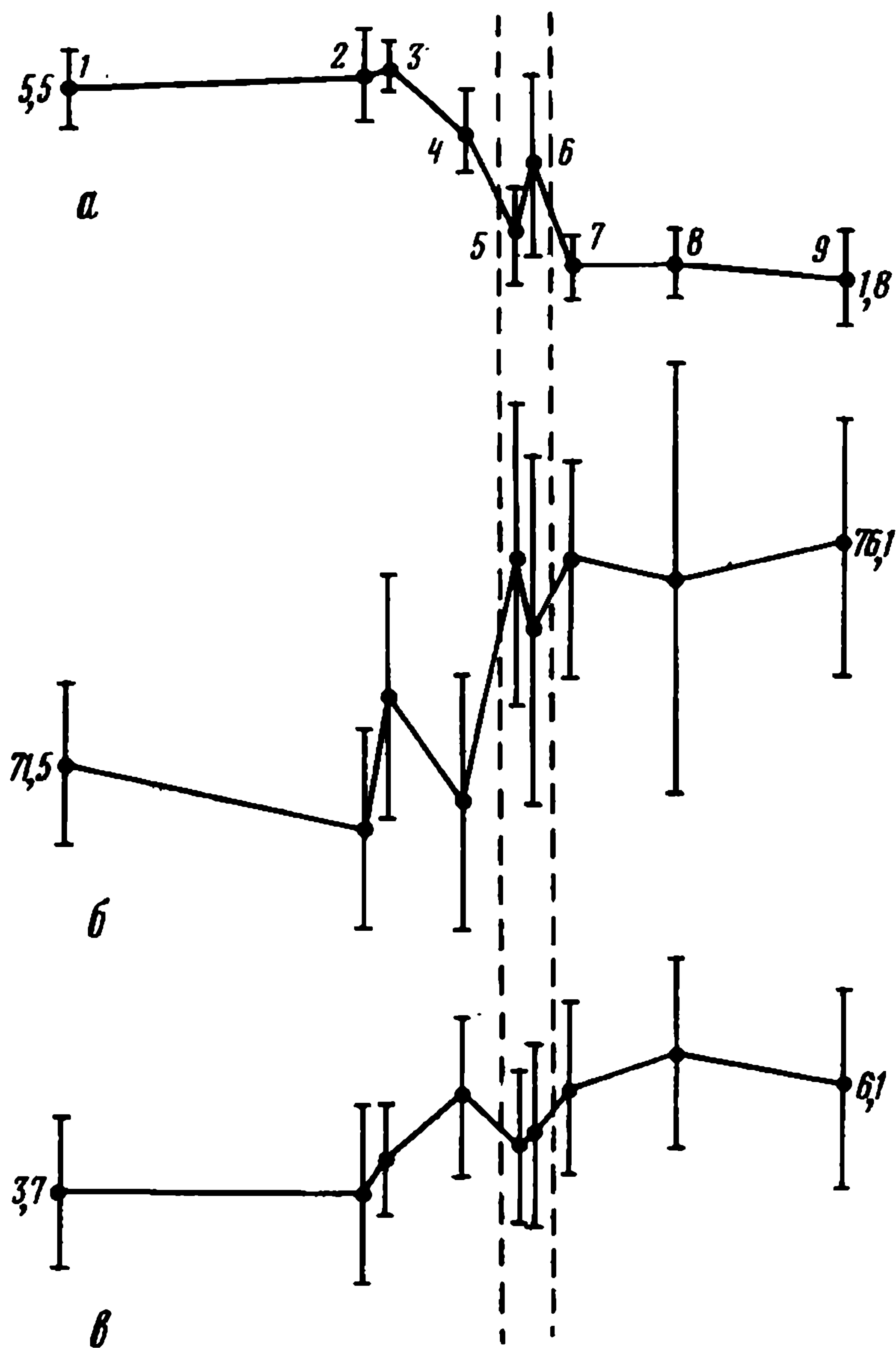


Рис. 60. Градиенты изменений трех размерных признаков в аллопатрических популяциях европейского и туркестанского жуланов и в гибридных популяциях восточного Казахстана

Слева популяции L. collurio (*1* — центр европейской части СССР, *2* — Томская обл., *3* — Салаирский кряж, *4* — Семипалатинская обл.); справа — популяции L. phoenicuroides (*7* — Семиречье, *8* — Киргизия, *9* — Туркмения). Внутри пунктирных линий — популяции из центра гибридной зоны (*5* — Зайсанская котловина, *6* — Тарбагатай и Саур). *а* — расстояние между концами II и V маховых (в относительных единицах), *б* — длина хвоста (мм), *в* — расстояние между концами больших кроющих кисти и концом I махового (мм). Из: Панов, 1972

(речь идет о южном Алтае и Туве, где обитает никак не «karelini», а типичный даурский жулан; см. ниже, 3.3.1Г).

Что касается второго положения гипотезы Л. С. Степаняна — об ограниченном характере гибридизации в восточном Казахстане, то этот автор сам сводит его на нет следующими словами: «. . .если где-либо у северных пределов распространения karelini имел бы место контакт с collurio, то в таком месте неизбежно возник бы очаг массовой гибридизации. . .» (Степанян, 1983, с. 200).

Именно такой очаг гибридизации и возник в восточном Казахстане в тот период, когда здесь впервые вошли в соприкосновение ареалы L. phoenicuroides (не «karelini»!) и L. collurio. Углубление этого процесса привело к заселению обширных районов популяциями, в которых наряду с численно преобладающими особями гибридного происхождения в настоящее время встречаются фенотипы либо одной (L. collurio — как, например, в долине р. Чар), либо другой (L. phoenicuroides — юг Зайсанской котловины) родительских форм. Именно гибридам, скрещивающимся inter se и с генетически чистыми особями, проникающими в гибридную зону из краевых участков ареалов родительских форм, принадлежит основная роль в воспроизведении переходных популяций восточного Казахстана. Одним из вариантов гибридных фенотипов являются описанные Н. М. Богдановым (1881) «karelini», связанные всей гаммой переходов с фенотипом туркестанского жулана в строгом смысле слова. Эти промежуточные фенотипы, которые задним числом также обозначаются как «karelini» (хотя и не отвечают первоописанию этого фенотипа),

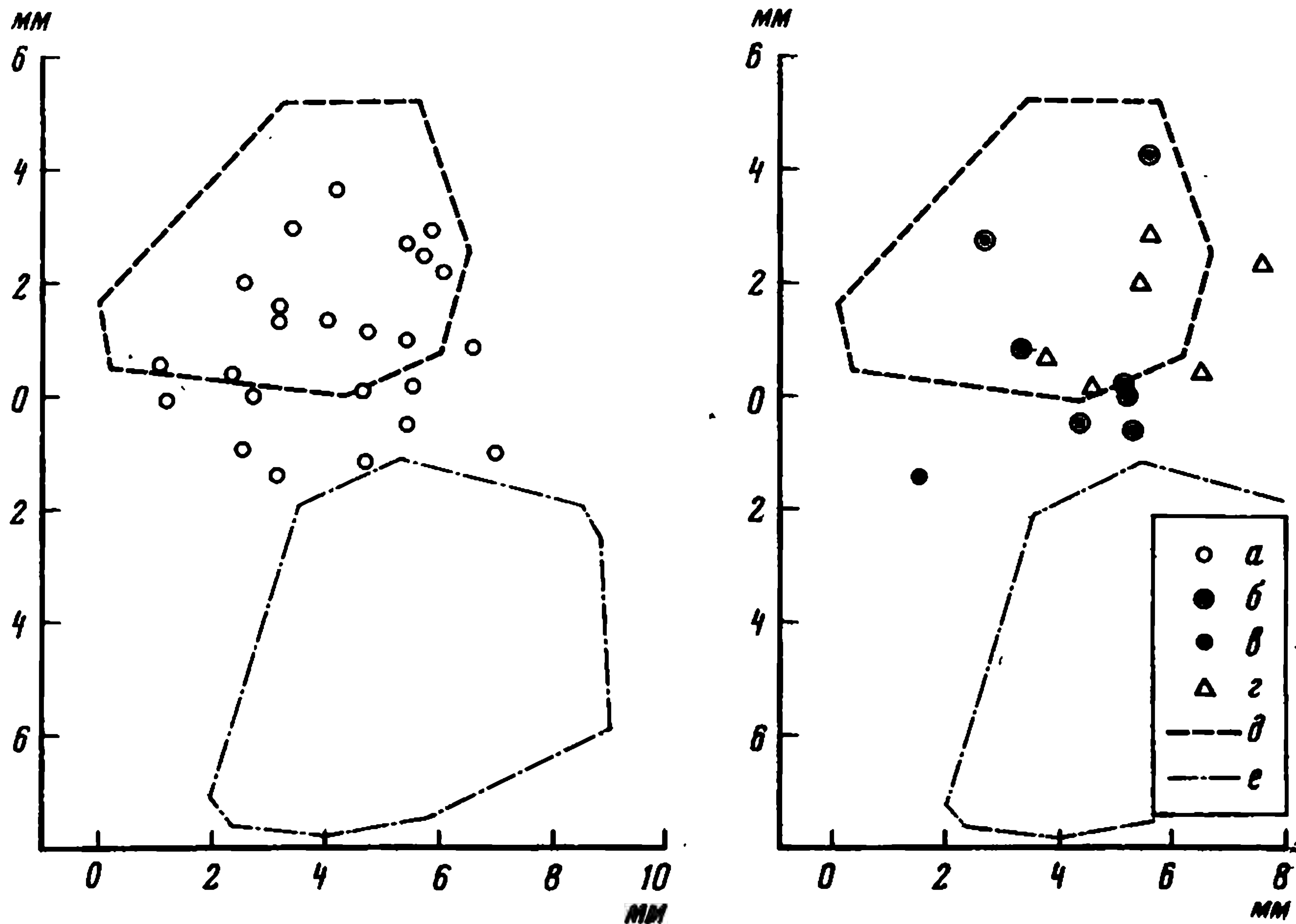


Рис. 61. Изменчивость по двум размерным признакам в популяции из долины р. Нарым (слева) и р. Чар (справа)

По вертикали — расстояние между концами II и V первостепенных маховых, по горизонтали — между концами кроющих кисти и концом I махового.

а, б — самцы, окрашенные по типу европейского жулана, *в* — по типу туркестанского, *г* — промежуточной окраски; *д, е* — нормальный размах изменчивости по этим признакам в чистых популяциях европейского и туркестанского жуланов. По данным автора и А. П. Крюкова

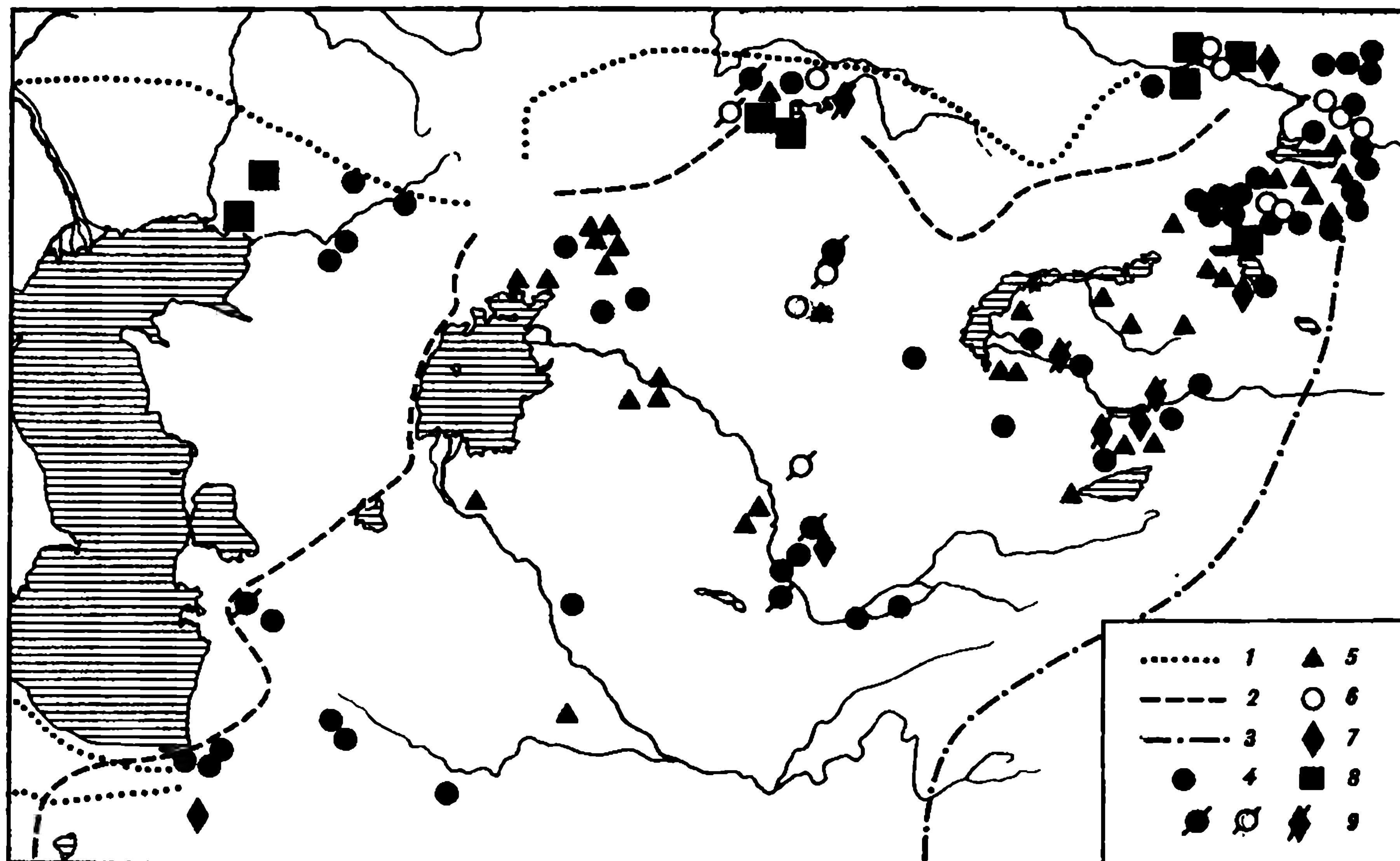


Рис. 62. Распределение различных фенотипов в ареале туркестанского жулана, в граничащих с ним участках ареала европейского жулана и в зоне интерградации этих видов в восточном Казахстане

1 — предположительная граница ареала европейского жулана; *2* — северная граница ареала туркестанского жулана; *3* — приблизительно проведенная юго-восточная граница ареала туркестанского жулана; *4* — самцы бесспорно гибридного происхождения; *5* — самцы фенотипа «karelini»; *6* — гибридные самки; *7* — предположительные гибриды-самцы, уклоняющиеся в сторону европейского жулана; *8* — то же, в сторону туркестанского жулана; *9* — гибридные самцы и самки, добытые на пролете. Из: Panow, 1983, с изменениями

представляют собой, по всей видимости, продукт длительных возвратных скрещиваний гибридов на туркестанского жулана.

Сказанное хорошо согласуется с общей картиной распространения птиц типа «karelini» в основном (но не исключительно) в северной части ареала L. phoenicuroides, вдоль наиболее протяженного фронта его противостояния ареалу L. collurio (рис. 62). Мы полагаем, что этот регион с его опустыненными ландшафтами, субоптимальными для обоих видов, оказался вакантной экологической средой, пригодной для постепенного ее освоения целыми гибридными популяциями и расселяющимися за их пределы особями гибридного происхождения (Панов, 1972; Панов, Крюков, 1973; Крюков, 1982).

3.3.1Г. Гибридизация европейского и даурского жуланов в южном Алтае

В верхнем течении р. Чуи между Чуйским и Курайским хребтами проходит северо-западная граница ареала даурского жулана (Дементьев, 1954), который распространен к югу в прилежащих районах Монголии (Piechocki, Bolod, 1972; Piechocki et al., 1982), а к востоку населяет в пределах СССР обширные пространства Тувы, Забайкалья и Приамурья (Портенко, 1960; Панов, Крюков, 1973; Нейфельдт, 1978). В этих регионах даурский жулан имеет непрерывный ареал (рис. 63), занимая все пригодные для гнездования участки карагановой степи. Мы располагаем собственными сборами из Чуйской степи в южном Алтае (89° в. д. — 20 самцов, 11 самок), из долины р. Кемчик (около 92° в. д. — 8 самцов, 4 самки, 2 subad), из окрестностей г. Кызыл (около 94° в. д. — 6 самцов, 2 самки, 2 subad) и из Забайкалья (около 107° в. д. — 13 самцов, 8 самок, 3 subad). Эти материалы, хранящиеся в ЗИНе АН СССР, бесспорно свидетельствуют о принадлежности всех изученных популяций к форме L. i. speculigerus (см. также: Нейфельдт, 1986).

Сказанное полностью противоречит утверждениям Л. С. Степаняна (1978, 1983) о том, что в южном Алтае и Туве обитает «L. i. karelini», которого L. i. speculigerus якобы замещает лишь в Забайкалье — с разрывом между ареалами этих форм протяженностью по широте порядка 700—800 км. То, что жуланы из южного Алтая, о которых пойдет речь ниже, никак не могут рассматриваться под именем «karelini», свидетельствует целый ряд их резких отличий от «светлых туркестанских жуланов» (табл. 14), от района встречаемости которых в восточном Казахстане (см. рис. 62) даурский жулан у северо-западных пределов своего распространения пространственно изолирован высокогорьями хребтов Северо-Чуйского, Южно-Чуйского, Сайлюгемского, Южно-Алтайского и др. (см. рис. 58).

Ближайшие к Чуйской степи районы обитания автохтонных популяций европейского жулана, гнездящегося с высокой плотностью, локализованы в окрестностях Телецкого озера, не менее чем в 140 км севернее. Примерно в 200 км к востоку от Чуйской степи, по долине р. Нарым, обитают популяции collurio, испытывающие на себе слабое влияние восточно-казахстанской гибридной зоны (collurio×phoenicuroides; см. рис. 59). Из районов западного и центрального Алтая, находящихся между двумя названными точками, известны лишь единичные находки экземпляров collurio, которые, судя по датам, могут быть и пролетными (Сушкин, 1938; Фолитарек, Дементьев, 1938). Вместе с тем А. И. Нейфельдт (1986) недавно обнаружила гнездование «немногочисленных» европейских жуланов

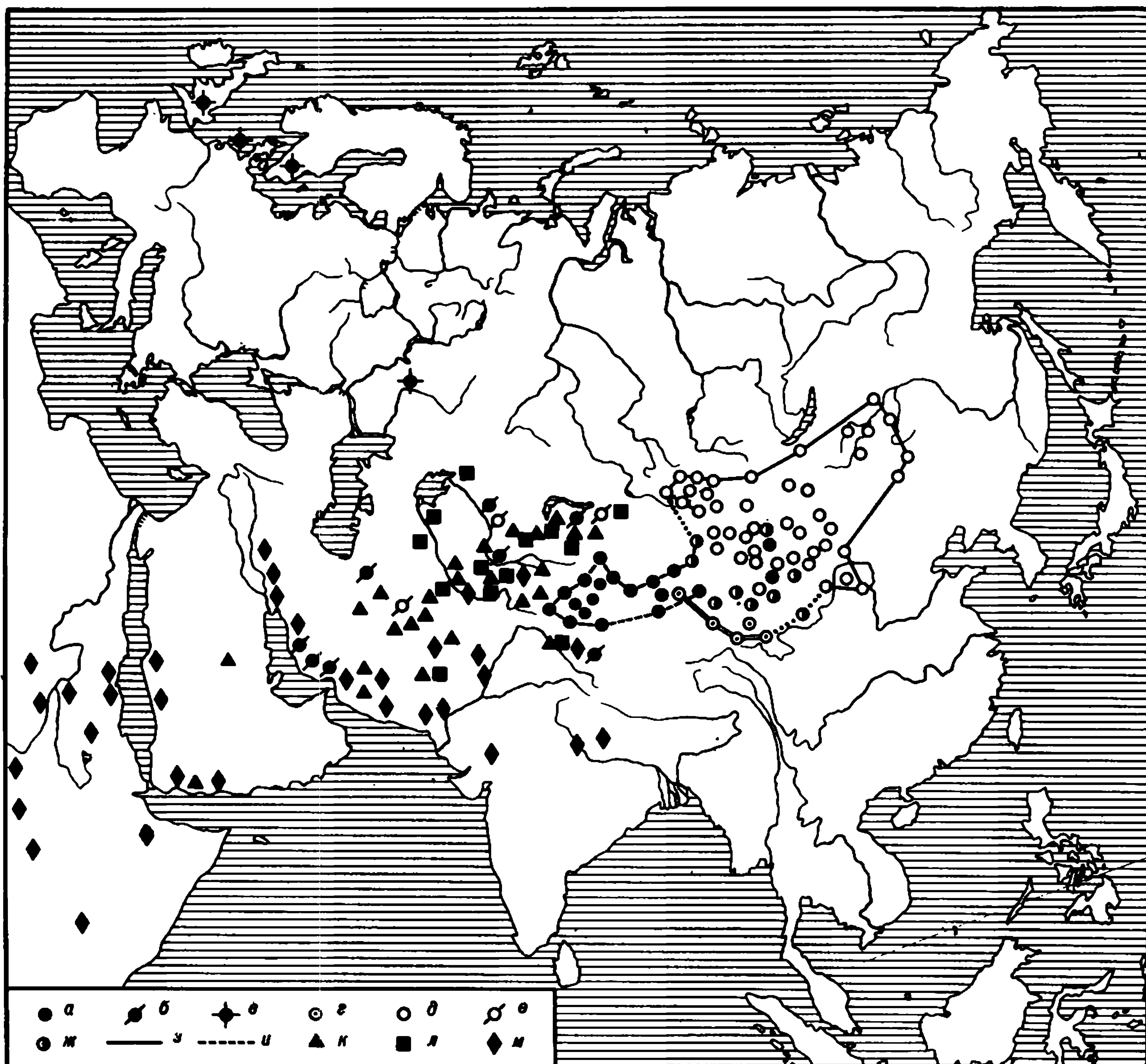


Рис. 63. Гнездовой ареал и места зимовок Lanius isabellinus

а — места находок гнездящихся L. i. isabellinus; *б* — летние негнездящиеся экземпляры L. i. isabellinus; *в* — залеты L. i. isabellinus; *г* — гнездящиеся L. i. tsaidamensis; *д* — гнездящиеся L. i. speculigerus; *е* — летние негнездящиеся L. i. speculigerus; *ж* — предполагаемые гибриды L. i. isabellinus × × L. i. speculigerus; *з* — границы ареала L. i. speculigerus; *и* — то же, L. i. isabellinus; *к* — весенний пролет (все формы); *л* — осенний пролет (все формы); *м* — зимовки (все формы). Из: Крюков, Панов, 1980

в непосредственной близости от мест гнездования L. i. speculigerus в Чуйской степи. Это средние и верхние участки речных долин в лесном поясе северных склонов Южно-Чуйского хребта на высотах порядка 2300 м над уровнем моря.

Здесь по долинам рек Ак-Кола и Кушконур (бассейн р. Чаган-Узун) в приречных зарослях ивняка и других кустарников «. . .господствуют помеси (collurio×speculigerus. — *Е. П.*) с доминированием в окраске оперения признаков collurio», наряду с которыми встречаются «. . .немногочисленные экземпляры, которых можно посчитать за L. collurio loudoni» (Нейфельдт, 1986, с. 20). Ниже по долинам рек преобладают гибриды, уклоняющиеся в сторону speculigerus. Наконец, на нижней ступени плато,

Таблица 14

Некоторые различия в окрасочных и размерных признаках «светлых туркестанских жуланов» типа «karelini» и даурских жуланов

Признак	«karelini»	L. isabellinus speculigerus
Окраска оперения лицевой части у самцов (рис. 66).	Уздечки соединяются над клювом узкой черной перемычкой	Черная перемычка над клювом отсутствует
	Остальная часть лба белая	Лоб ржаво-охристый до самого основания надклювья
	Белый цвет лба распространяется назад над глазами, образуя чисто белые брови	Брови только над глазами, цвет их светло-рыжеватый или беловато-палевый
Окраска клюва	Черно-роговой у взрослых особей обоих полов	Черно-роговой со светлым основанием подклювья у самцов и светло-роговой у самок
Половой диморфизм	Слабый	Хорошо выраженный
	У самок низ тела в норме без поперечной пестристости; в случае ее присутствия пестрины темно-бурые	У самок низ тела в норме с поперечной пестристостью; пестрины тонкие рыжеватые
Длина крыла самцов	91,1±0,4 (n=12) (с. Приаралье, по данным Сушкина, 1908) 92,0±0,5 (n=9) (по экземплярам Зоомузея МГУ)	92,6±0,5 (n=12) (Чуйская степь); 93,1±0,4 (n=6) (Тувинская АССР); 94,2±0,8 (n=8) (западное Забайкалье); 95,5±0,3 (n=30) (Монголия — Piechicki, Bolod, 1972)

по зарослям караганы, согласно А. И. Нейфельдт, доминируют фенотипически чистые speculigerus, среди которых попадаются особи с признаками влияния генов collurio.

Полученные ранее данные (Панов, Крюков, 1973; Panow, 1983) относятся именно к этим последним демам, населяющим предгорные плато. По нашим материалам, фенотипически чистые speculigerus составляют здесь около 45 %, птицы фенотипа «collurio» 6—8 % и свыше 40 % приходится на всевозможные промежуточные экземпляры. Средний гибридный индекс для 16 добытых самцов составляет 12,9 (при соответствующих значениях 1,3 для L. collurio, 16,5 для L. i. speculigerus). Характер изменчивости показан на рис. 64.

Анализ состава брачных пар указывает на возможность самых различных вариантов скрещиваний. О том же свидетельствуют данные И. А. Нейфельдт (1986): из 7 перечисленных ею пар в 4 гибридные самцы с общим обликом collurio имели своими партнерами самок с окраской «speculigerus» (2 фенотипически чистые и 2 гибридные). Лишь одна пара из перечисленных объединяла самца и самку с фенотипами «collurio».

Все сказанное бесспорно свидетельствует о весьма интенсивном обмене генами между местными популяциями даурского и европейского жуланов. В том случае, если в гибридизацию первоначально была вовлечена автохтонная популяция европейского жулана, она в ходе последующей интрогрессивной гибридизации уже утратила, по сути дела, свою генетическую самостоятельность. Не исключена, однако, возможность того, что эта популяция никогда и не существовала в данном регионе в «чистом виде», а возникла вторично в ходе случайной аллопатрической гибридизации, на базе, так сказать, местных гибридных демов. Последние могли формироваться в результате присоединения запоздавших на весеннем пролете особей евро-

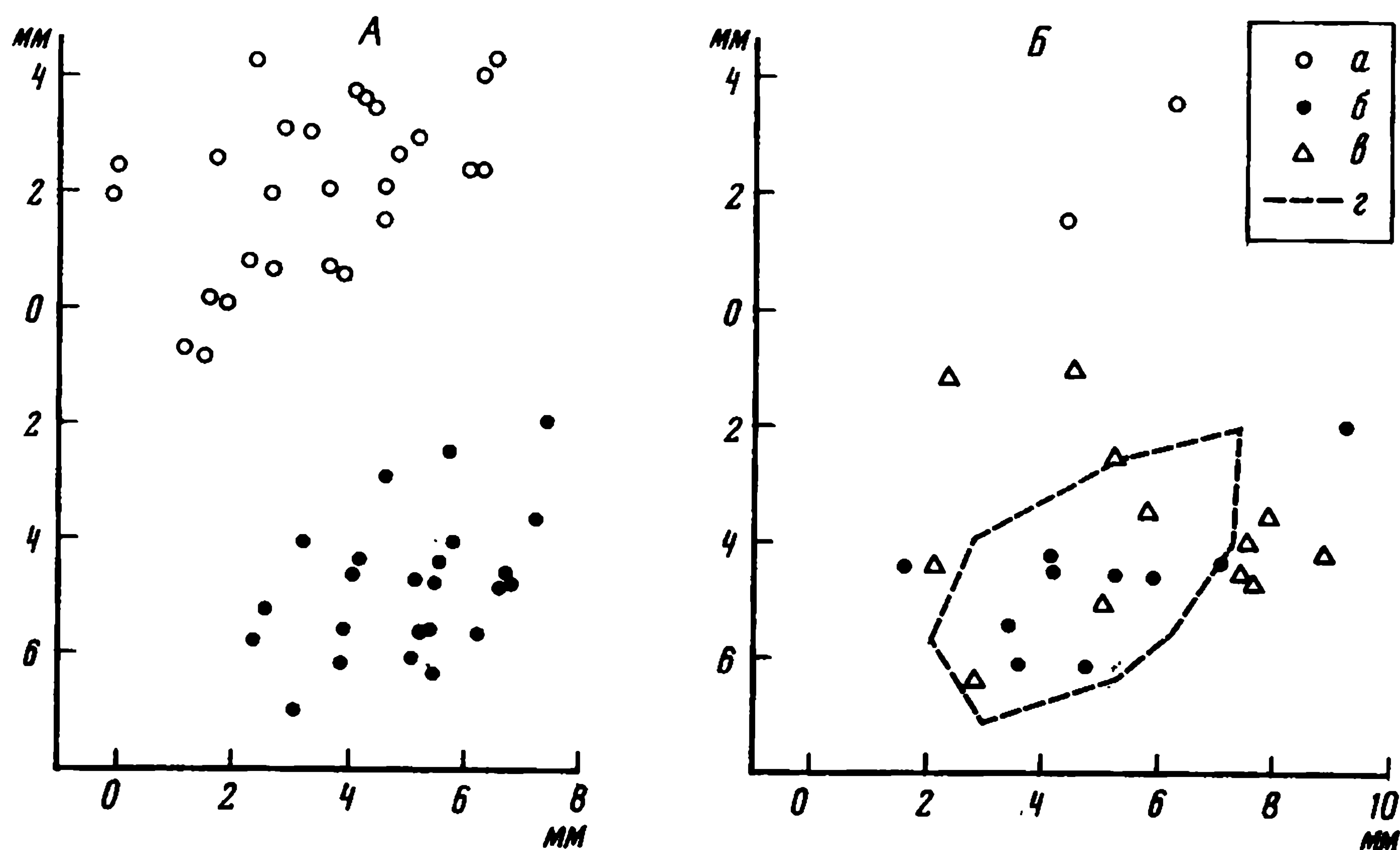


Рис. 64. Изменчивость по двум размерным признакам в аллопатрических популяциях Lanius collurio (Томская область) и L. i. speculigerus (Забайкалье) (*А*) и в смешанной популяции Чуйской степи (*Б*)

Рассмотрены те же признаки, что на рис. 57 и 61.

а — collurio; *б* — speculigerus; *в* — фенотипические гибриды; *г* — изменчивость в чистых популяциях L. i. speculigerus. По материалам автора и А. П. Крюкова

пейского жулана к гнездовым группировкам даурского. Эти первопоселенцы, вступившие в свободную гибридизацию с местными даурскими жуланами, согласно предлагаемой гипотезе, послужили в дальнейшем ядром новой популяции европейского жулана, который с увеличением своей численности начал осваивать типичные для себя местообитания опушечного типа в лесном поясе предгорий.

3.3.2. Сравнительный анализ поведения европейского, туркестанского и даурского жуланов

Проблема этологической изоляции традиционно сводится к обсуждению межвидовых различий в сигнальных репертуарах. Между тем специфические особенности, лежащие в основе таких различий, теснейшим образом вплетены в целостные системы внутривидовых межиндивидуальных отношений. Многие свойства этих систем, определяющие кардинальные механизмы организации коммуникативного процесса, зачастую оказываются инвариантными для сравниваемых видов. Это создает серьезные предпосылки для интеграции симбиотопических популяций таких видов в сфере репродукции (гибридизация), тогда как различия в их сигнальных репертуарах выступают лишь в качестве агентов более или менее сильного противодействия этим интегрирующим тенденциям.

В этой связи анализ возможных факторов изоляции полезно начинать с выявления общих черт социального и коммуникативного поведения исследуемых видов.

3.3.2А. Принципиальная схема социальных и коммуникативных систем у сорокопутов «группы жуланов»

Размножающаяся популяция жуланов складывается из моногамных пар, каждая из которых удерживает за собой обширный (порядка 1—3 га) участок, активно охраняемый преимущественно самцом. Периферийные зоны такого участка, в отличие от сердцевинной зоны, посещаются хозяевами нерегулярно. В силу этого строго регламентированные границы территории отсутствуют. Слабо выражено и поведение, связанное с их патрулированием.

Холостой самец, занявший территорию, значительную часть времени проводит на вершинах кустов и деревьев. Эти песенные посты служат также стартовыми точками для самореклaмирующих полетов над охраняемым участком. Во время пребывания на песенных постах и при демонстративных полетах имеет место интенсивная вокализация (см. 3.3.2Б). Весь комплекс этого самореклaмирующего поведения обладает несомненной притягательностью не только для самок, но и для других самцов, готовых занять гнездовой участок. В результате образуются компактные демы с максимальной численностью порядка 10—15 пар, отделенные друг от друга обширными пустующими (хотя и пригодными для гнездования) пространствами (Lübcke, Mann, 1984). Сходство самореклaмирующего поведения у разных видов жуланов в свете сказанного благоприятствует формированию смешанных демов.

Образование пары начинается сразу же в момент появления самки на территории холостого самца. Иногда пары образуются на пролете. Возможно также образование временных пар: самка принимает ухаживание холостого самца, но в течение суток покидает партнера. Ниже приводятся наиболее характерные блоки действий самца и самки во время образования пары.

Структурные блоки в поведении самца	Структурные блоки в поведении самки
А. Сближение вплотную с самкой	а. Сближение вплотную с самцом
Б. Демонстрации характерных поз в сопровождении песни в непосредственной близости от самки	б. Инактивность во время пребывания вне укрытий — на вершинах и на периферических ветвях кустов; при этом нередко — ансамбли комфортного поведения (чистка оперения, возможно, смещенного характера)
В. Добывание пищевых объектов, доставка и передача их самке	в. Осмотр участка, в частности, потенциальных убежищ для гнезда
Г. Самореклaмирующие полеты	
Д. Посещение потенциальных мест локализации будущего гнезда (развилки ветвей), сопровождаемое специфическим демонстративным поведением	

Формирование пары не является однократным актом. Наиболее плотно распределенные во времени и экспрессивные по форме взаимодействия партнеров продолжаются обычно около часа, а затем становятся все более редкими, тем самым знаменуя плавный переход к следующей фазе консолидации пары.

Порядок следования акций, перечисленных выше, наиболее стереотипен в первые час-полтора после встречи партнеров, хотя и здесь речь может идти лишь о принципиальной схеме, подверженной в реальных условиях

всевозможным модификациям. Эта схема выглядит следующим образом: А (иногда — а)→Б (+В)→уход от взаимодействия самки (реже самца)→ $\frac{\text{Г}}{\text{б(в)}}\;\frac{\text{Д}}{\text{б,в (а)}}$ →А→ВБ→повторение всего цикла.

Буквами в скобках показаны более редкие ситуации.

При переходе к стадии консолидации пары эта схема претерпевает ряд изменений. В поведении самца наблюдается постепенная редукция блока А и соответственно уменьшается количество длительных взаимодействий экспрессивного характера. Однако, поскольку у самца прогрессирует комплекс действий Б, учащаются короткие контакты, связанные с кормлением самцом самки. Одновременно у самки выявляется и усиливается комплекс ювенильного поведения (моторного и акустического), которое стимулирует дальнейшее усиление комплекса А в поведении самца.

На стадии консолидации пары претерпевает прогрессивное развитие и комплекс Д. Через ряд промежуточных этапов (псёвдогнездостроение без строительного материала; принос в те развилки ветвей, которые ранее использовались только для демонстраций, непригодного строительного материала; и т. д.) этот комплекс переходит в истинно гнездостроительное поведение. Самец приступает к гнездостроению первым. Поскольку в этот период у самки учащается поведение типа «а», гнездостроительное поведение самца начинает оказывать сильный стимулирующий эффект на соответствующее поведение самок. Гнездостроение становится совместной деятельностью пары.

Взаимодействия, ведущие к копуляции, кратковременны и не привязаны к каким-либо определенным точкам в пределах гнездового участка. Поведение перед копуляцией слагается из тех же элементов, что и взаимодействия на стадиях образования и консолидации пары. Насиживает в основном самка, а самец регулярно кормит ее на гнезде. В случае повторного гнездования самец берет на себя всю заботу о первом выводке, пока самка строит второе гнездо (Ишадов, 1963). Столь активное участие самца во всех гнездовых делах должно в большой мере способствовать постоянству однажды образовавшейся пары (в том числе, вероятно, и смешанной).

3.3.2Б. Структурный анализ сигнального поведения сорокопутов «группы жуланов»

Основные топологические (контур тела, углы наклона его частей друг относительно друга) и динамические (тип телодвижений) характеристики экспрессивного поведения жуланов в ходе межиндивидуальных взаимодействий мы опишем с использованием набора из 12 исходных элементов (ЭДА и вегетативных реакций), которые могут принимать самые различные состояния. Упрощая реальную картину, эти континуумы состояний мы разбиваем в каждом случае на 2—3 дискретных шага (рис. 65; подробное обоснование этой процедуры см.: Панов, 1978, с. 48).

Среди множества сочетаний, реально складывающихся из перечисленных исходных структурных единиц, мы рассмотрим лишь несколько таких, которые наблюдаются в наиболее стереотипных ситуациях и потому отличаются сравнительно устойчивой повторяемостью в протоколах наблюдений.

1. Поведение самца после сближений его вплотную с самкой на стадии формирования пары: 1 (а или б)+2 (а или б) + 6 (оба состояния)+

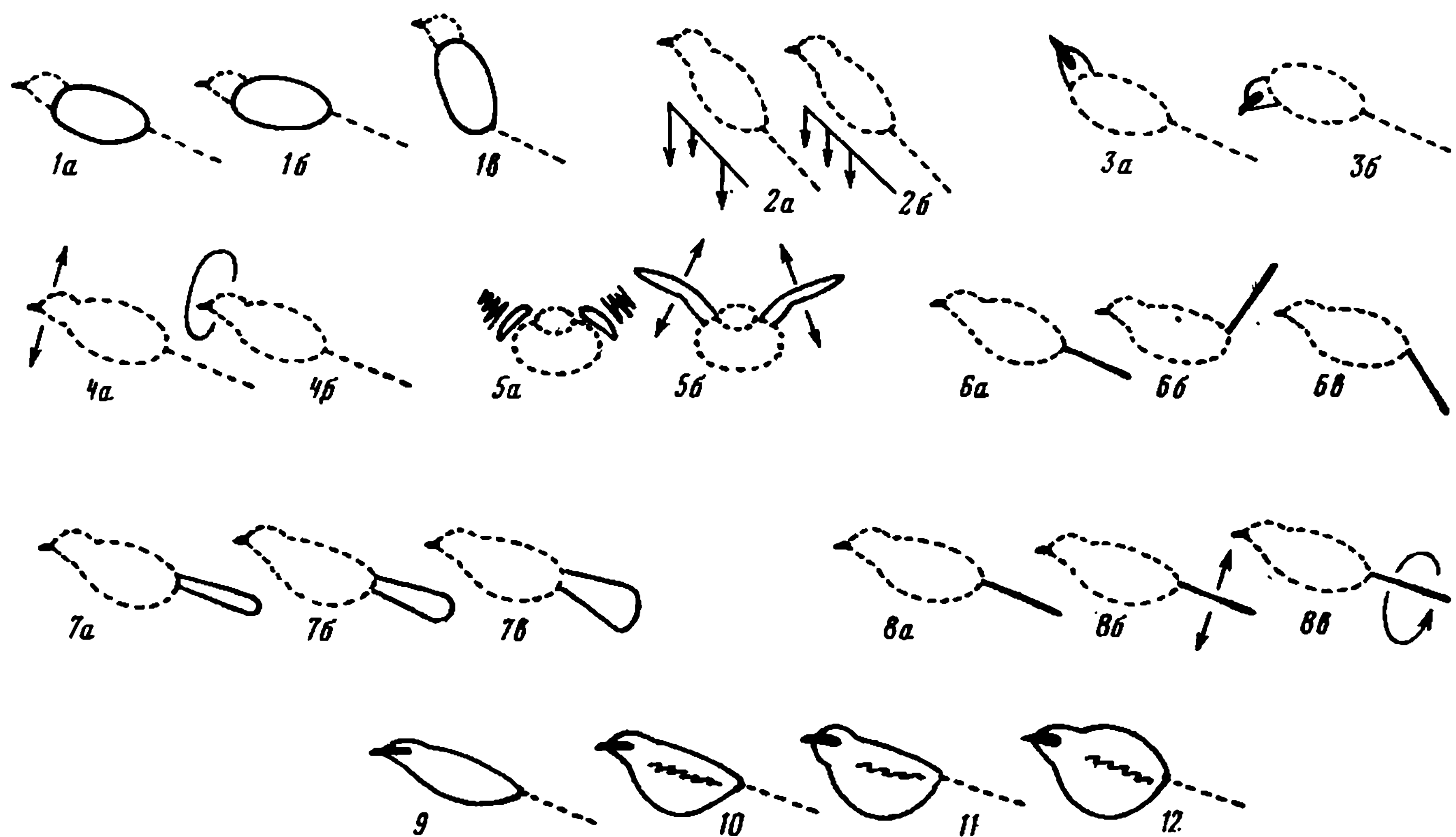


Рис. 65. Исходные структурные единицы для описания оптической сигнализации у сорокопутов-жуланов

Сплошными линиями показаны только те топологические и (или) динамические компоненты, разные состояния которых рассматриваются в данной строке под данными цифровыми обозначениями. Компоненты, показанные пунктиром, могут принимать при этом все возможные состояния. *2а* — неритмичные поклоны; *2б* — ритмичные поклоны; 9—12 — различные состояния контурного оперения

+ 8 (а или б) + 9 + 10а + 11 (или 12). Оптический эффект этих демонстраций обязан не столько статическим характеристикам позы самца в каждый данный момент, сколько динамическим компонентам: на протяжении довольно длительного времени (до 1 мин и долее) туловище и голова (в меньшей мере — хвост) самца находятся в непрерывном движении, ритм и степень упорядоченности которого различны для каждой из названных частей тела. Та или иная степень упорядоченности этих движений обязана, очевидно, не столько эндогенной программе, сколько вектору внешней стимуляции: направление наклонов туловища и поворотов головы самца определенным образом ориентированы относительно местоположения самки (рис. 66, *б—г*).

Сказанное в большей или меньшей степени действительно и в отношении других поведенческих конструкций, обозначенных ниже под пунктами 2—4.

2. Поведение самца в ходе ритуального выбора места для гнездования на начальном этапе образования пары: 1а + 1б + 2а +8б + 9а + 10. Поведение самки, следующей за самцом в сплетении ветвей, также во многом отвечает этой схеме.

3. Демонстрации самца в развилках ветвей: 1в + 6б + 12 (иногда также 7б + 9б или в) + 10б (рис. 66, *д*).

4. Поведение самца перед копуляцией: 1 (а или б) + 5а + 7 (а или б) + 8а + 9 (б или в) + 10а + 11 (или 12) (рис. 66, *е, ж*).

5. Сгорбленная поза, наблюдаемая в агонистических взаимодействиях и в ответ на появление хищника: 1в + 5Б + 8в + 9 (а или б) + 10а + 14 (Panow, 1983, Abb. 29 k).

Имея в своем составе значительную долю общих структурных элементов, демонстрации, относимые к разным выделенным здесь типам, зачастую

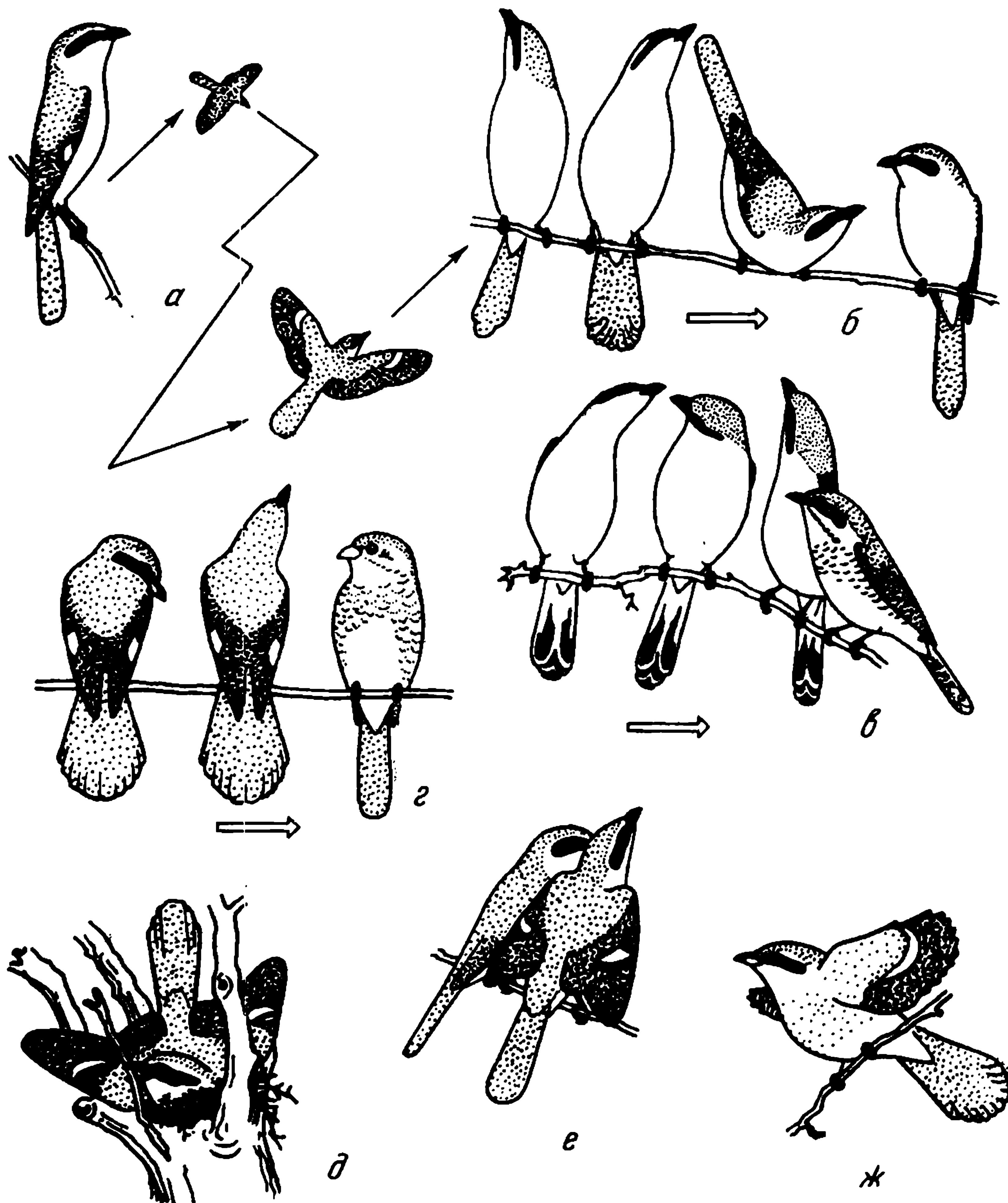
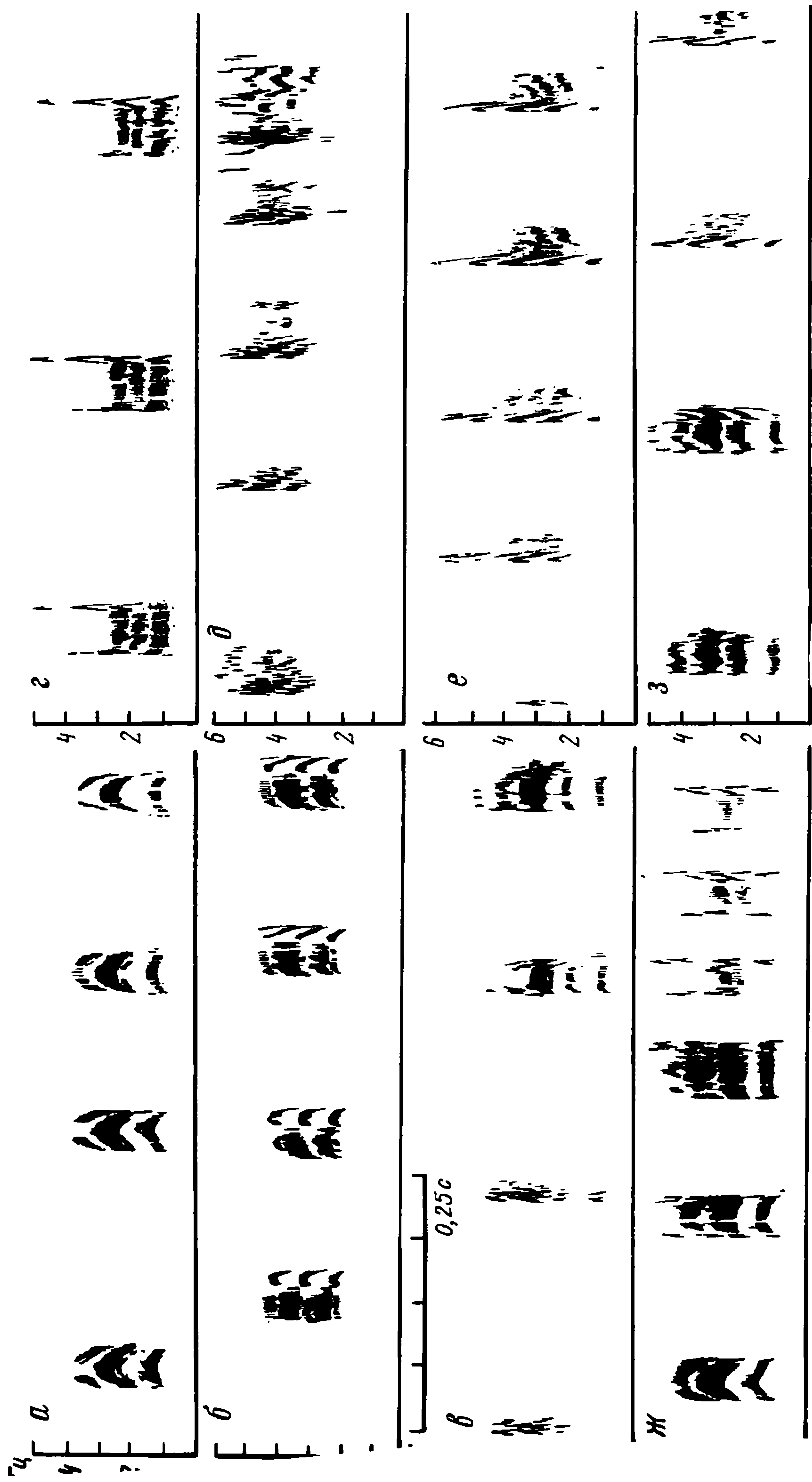


Рис. 66. Фрагменты демонстративного поведения Lanius phoenicuroides (*а, б, д, е*), L. collurio (*в*) и L. speculigerus (*г, ж*)

а — саморекламирующее поведение и демонстративные облеты территории у самца туркестанского жулана; *б* — церемония при формировании пары у туркестанского жулана (слева самец, справа — самка); *в* — последовательность поведения самца европейского жулана в момент формирования пары (самка справа); *г* — демонстрации самца даурского жулана при формировании пары (самка справа); *д* — демонстрации самца туркестанского жулана в развилке ветвей, избранной для постройки гнезда; *е, ж* — предсовокупительное поведение у туркестанского и даурского жуланов (в обоих случаях самки справа). Из: Panow, 1983, с сокращениями

отличаются друг от друга не столько репертуаром входящих в них ЭДА, сколько интенсивностью телодвижений и (или) соотношениями в числе повторов тех или иных ЭДА по ходу демонстрации. Например, как конструкции типа 1, так и конструкции типа 2 включают в себя локомоторные ЭДА и характерные движения головы. Однако для демонстраций типа 1 нормой являются зачаточные локомоторные акты типа «движений намерения» и интенсивное вращение головы, тогда как во время демонстраций типа 2 мы наблюдаем интенсивную локомоцию (с сохранением


Гц
а
б
в
г
д
е
ж
з
2
4
6
0,25 с

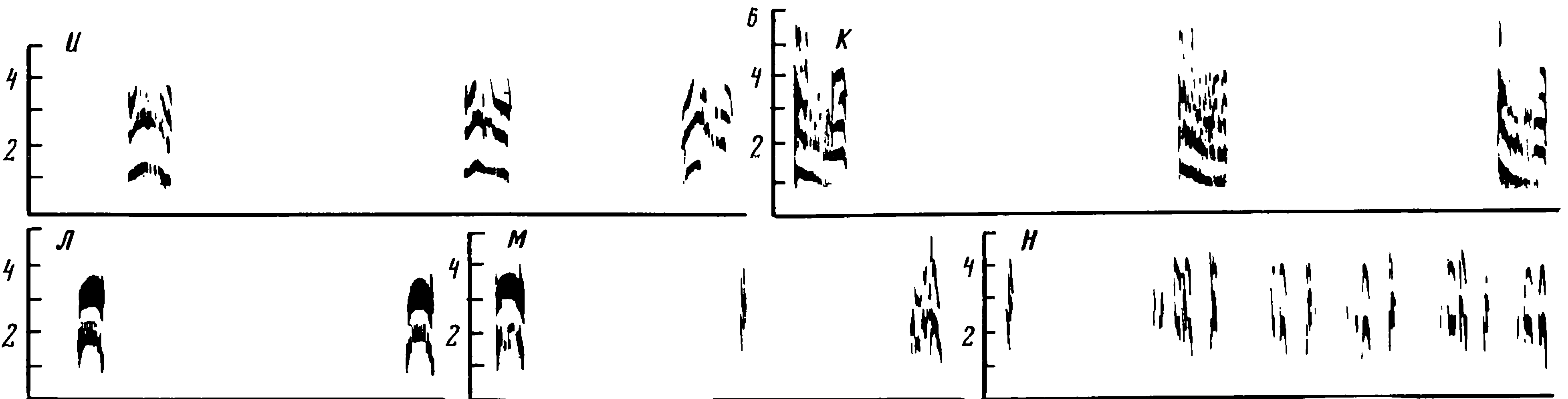
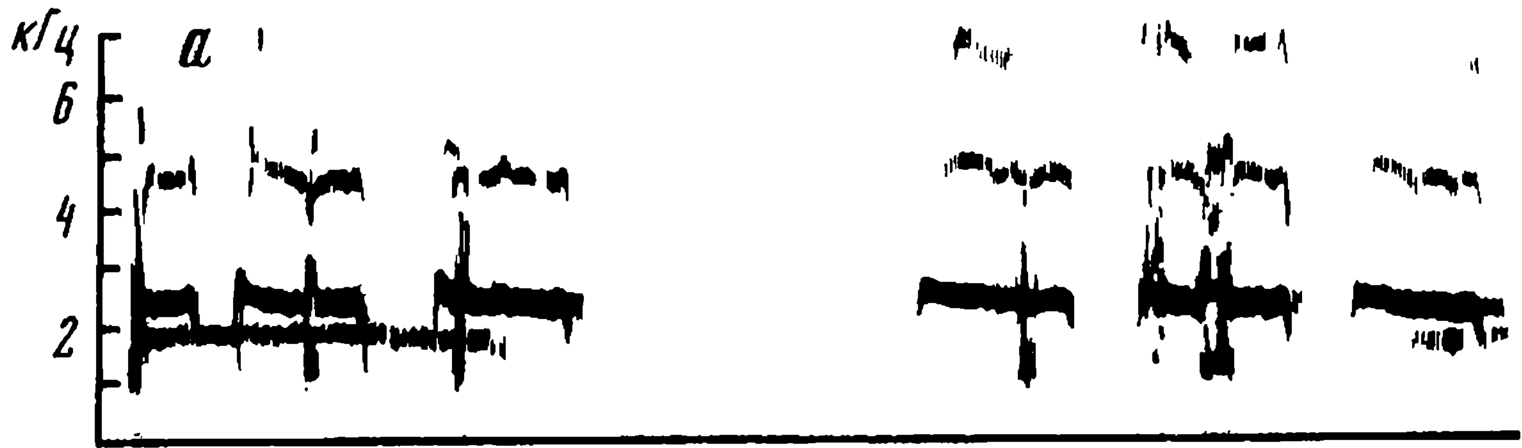
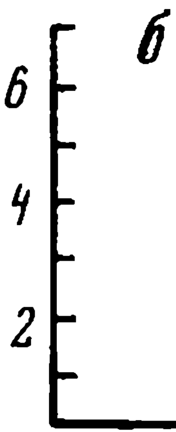
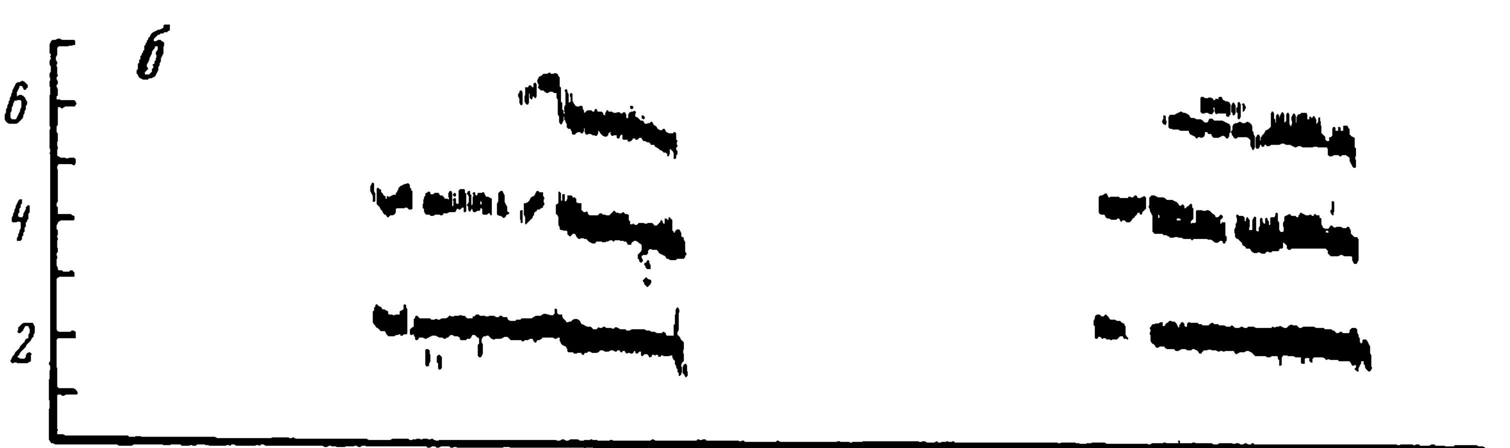


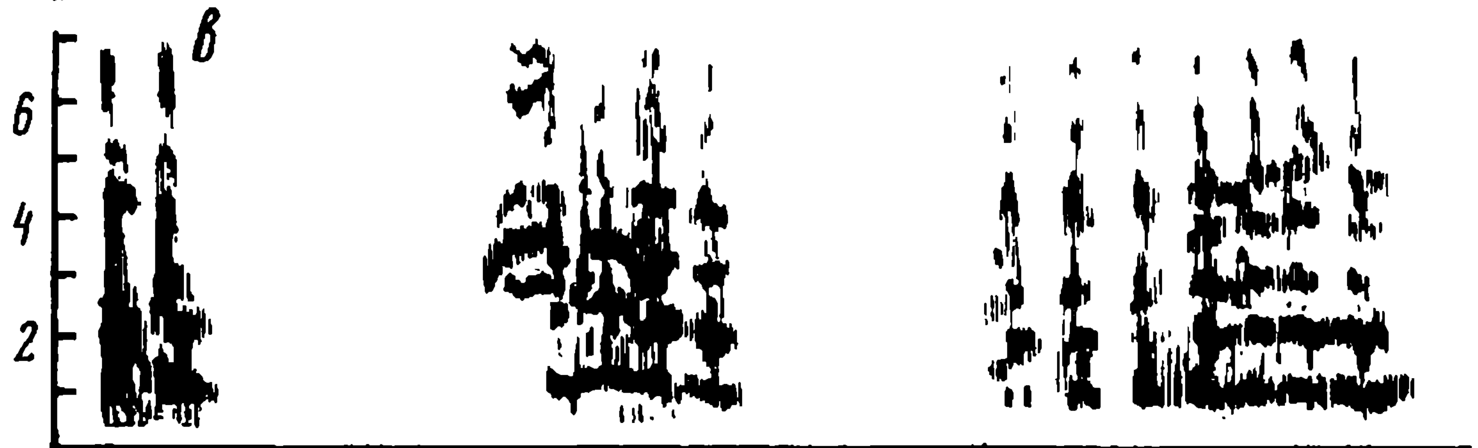
Рис. 67. Базовые акустические сигналы типа 1 и 2 в лексиконе Lanius collurio (*а*, *г*, *ж*), L. phoenicuroides (*б*, *д*), L. i. speculigerus (*в*, *е*, *з*), гибридов collurio × phoenicuroides (*и*, *к*) и L. cristatus (*л*, *н*)

а — фрагмент секвенции сигналов типа 1 европейского жулана (Восточно-Казахстанская область, р. Нарым); *б* — то же, туркестанского жулана (Б. Балхан); *в* — то же, даурского жулана (первые две посылки — вариация сигнала 1, которую можно рассматривать так же как начальный элемент сигнала 2 — см. позицию «*д*»); *г* — фрагмент секвенции сигналов типа 2 европейского жулана; *д* — то же, туркестанского жулана; *е* — то же, даурского жулана; *ж* — смена внутри единой секвенции сигналов 1 на сигналы 2 у европейского жулана; *з* — то же, у даурского жулана; *и* — фрагмент секвенции сигналов 1 у самца из гибридной популяции Зайсанской котловины; *к* — фрагмент секвенции сигналов 2 у другого самца из той же популяции; *л*—*н* — сигналы 1 и 2 сибирского жулана L. cristatus, крайне редко гибридизирующего с европейским жуланом в зоне их симпатрии; показано преобразование сигнала 2 в своеобразую «трель», отсутствующую у прочих видов жуланов. По фонограммам автора, Б. Н. Вепринцева (*в*) и А. П. Крюкова (*л*—*н*)

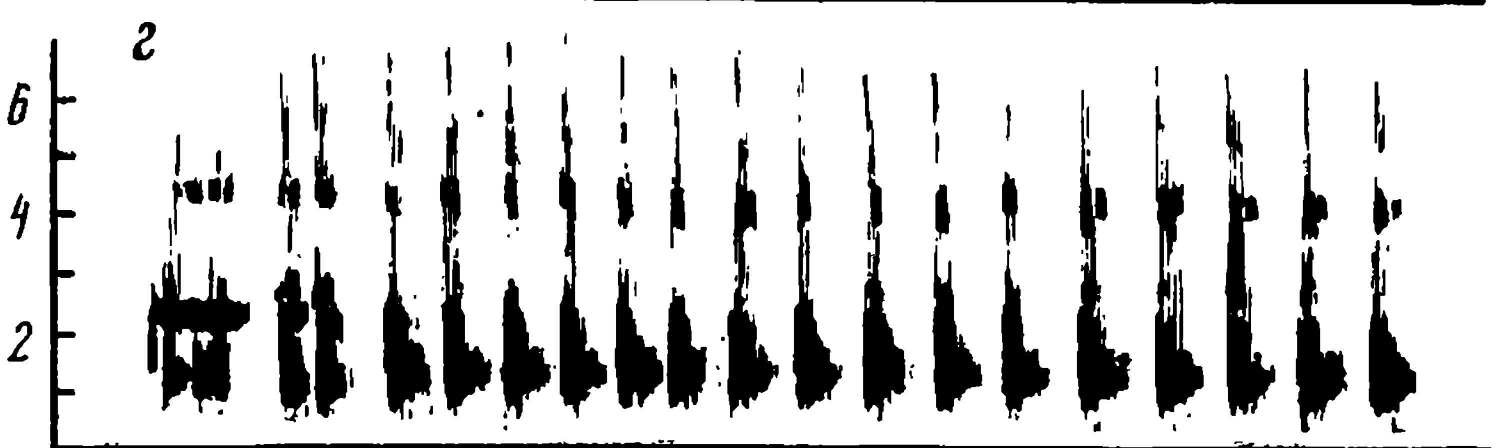

кГц
6
4
2
а

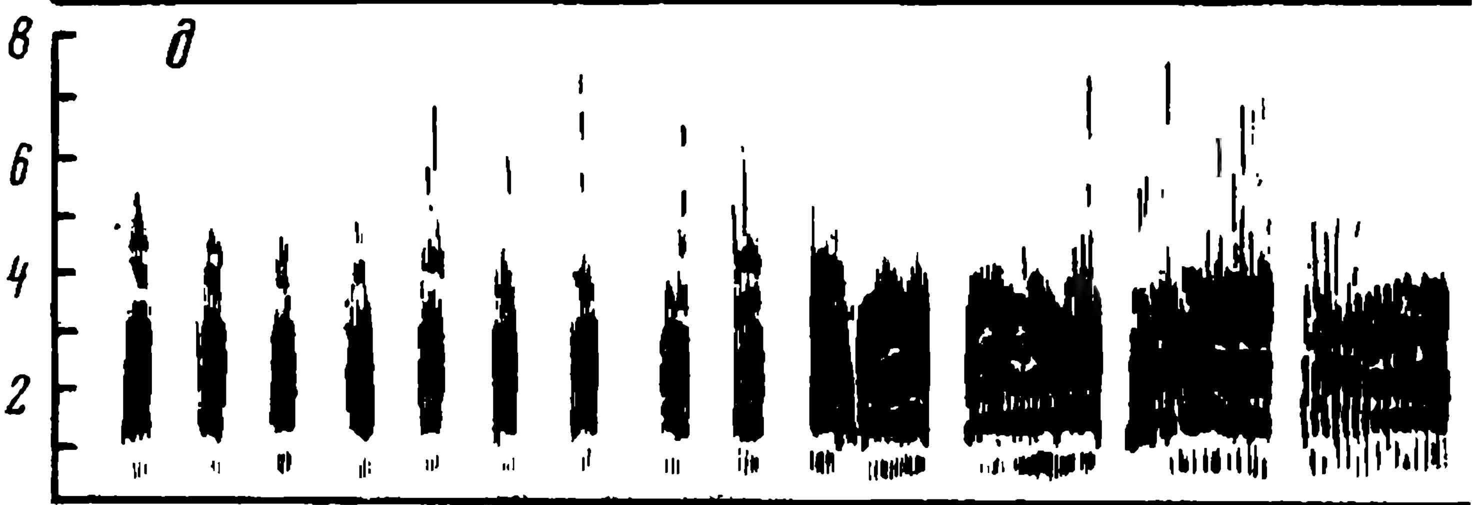


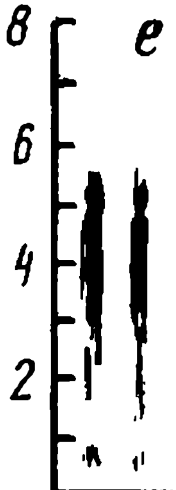

6
4
2
б

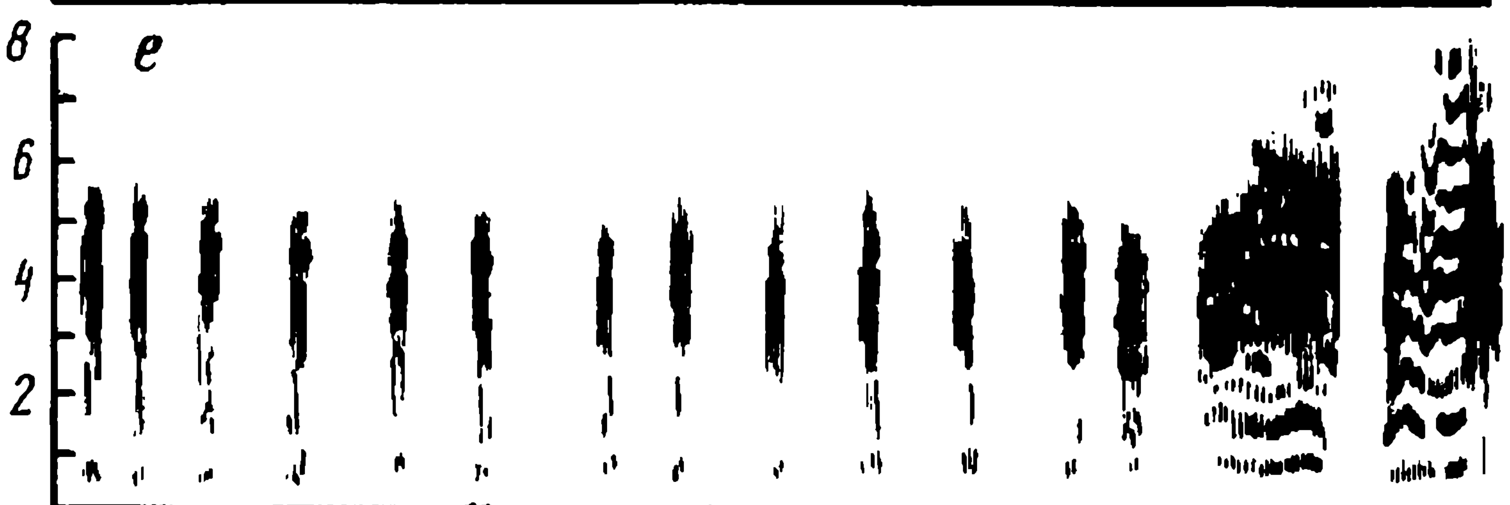

6
4
2
в

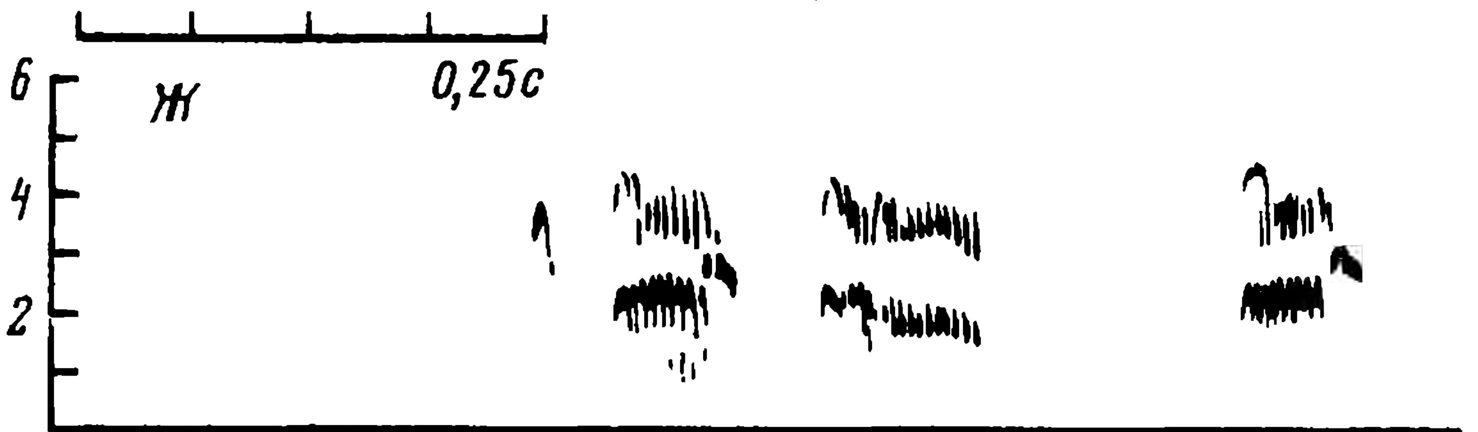


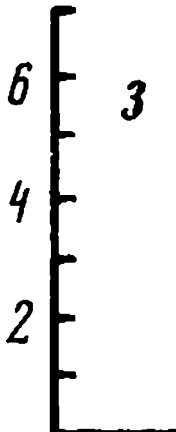

6
4
2
г

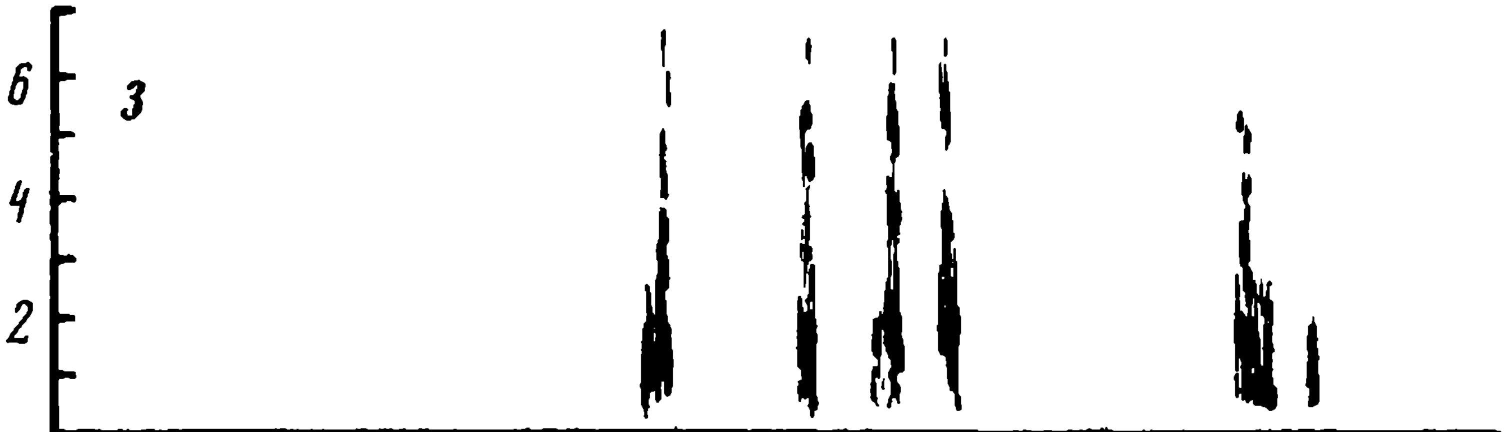

8
6
4
2
д




8
6
4
2
е


0,25с
6
4
2
ж




6
4
2
з

поклонов, присутствующих в демонстрациях 1) и редуцированные движения головы — только в направлении вверх-вниз. Интересно, что подчас конструкция типа 2 как бы в зачаточном виде прослеживается еще «внутри» конструкции 1, когда самец, коротко пригибаясь всем телом, скользящими движениями перемещается по ветвям вслед за отступающей от него самкой или проделывает серии следующих друг за другом сближений с самкой и уходов от нее.

Из сказанного следует, что в нашей классификации границы между типами проводятся в значительной степени условно и что эти типы имеет смысл рассматривать скорее как стадии развития некоего единого субстрата во времени, нежели в качестве дискретных, изолированных друг от друга «фиксированных комплексов действий».

Будучи связанными в единый континуум всевозможными переходными вариантами, описанные «типовые конструкции» в ходе реальных взаимодействий между особями тесно переплетены также с различными акциями из ансамблей пищедобывательного (кормление самки самцом) и гнездостроительного поведения. Сказанным мы хотим подчеркнуть те трудности, с которыми должна столкнуться любая попытка оценить степень сходства и различий между такого рода системными образованиями путем одного лишь попарно-однозначного сопоставления неких «структурно-функциональных блоков», искусственно отделенных друг от друга и вычлененных из целостного контекста. Хотя такой подход неизбежен на аналитической стадии, все его ограничения необходимо принимать во внимание при окончательных интерпретациях результатов сравнительно-этологического исследования.

Основу акустического репертуара каждой формы составляют 5 типов звуков, несомненно гомологичных соответствующим элементам в репертуарах двух других форм. Даурский жулан, кроме того, характеризуется еще одним стереотипным элементом, не имеющим гомологов в лексиконах других видов. Все эти элементы, как правило, воспроизводятся в составе гомотипических серий, но могут складываться и в гетеротипические секвенции. К другому классу вокальных сигналов относятся лишенные стереотипности, протяженные во времени конструкции импровизационного характера, включающие в себя большее или меньшее число имитаций. Такие конструкции (песни) присутствуют в лексиконах всех рассматриваемых форм.

1. Сигнал типа 1 (рис. 67, *а—в, ж—и, л, м*) служит важнейшим компонентом саморекламирующего поведения самцов и сопровождает все основные типы социальных взаимодействий. Он служит выражением общего эмоционального возбуждения и может быть зарегистрирован как у самцов, так и у самок при тревоге у гнезда. Частота следования этого сигнала в гомотипических сериях положительно коррелирует с уровнем общей активации отправителя.

←

Рис. 68. Базовые вокальные сигналы типов 3—6 из репертуаров Lanius collurio (*а, б, д, з*), L. phoenicuroides (*в, е*) и L. i. speculigerus (*г, ж*)

а — «скуление» (сигнал типа 3) у птенца европейского жулана; *б* — то же, самка того же вида; *в* — формирование коротких щелчков (сигнал 5) на базе ювенильного скуления у слетков туркестанского жулана; *г* — секвенция коротких щелчков в сигнале тревоги европейского жулана; *д* — щелчки, переходящие в сигнал 4 («шуршание», «скрежетание»): даурский жулан при тревоге у гнезда; *е* — то же, у туркестанского жулана (сравни с позицией «*д*»); *ж* — глухая трель (сигнал 6) даурского жулана; *з* — неритмичные щелчки европейского жулана. Фонограммы получены в Западной Сибири (*а, б*), восточном Казахстане (*г*), Алма-Атинской области (*в*), Чуйской степи (*д*) и Большом Балхане (*е*)

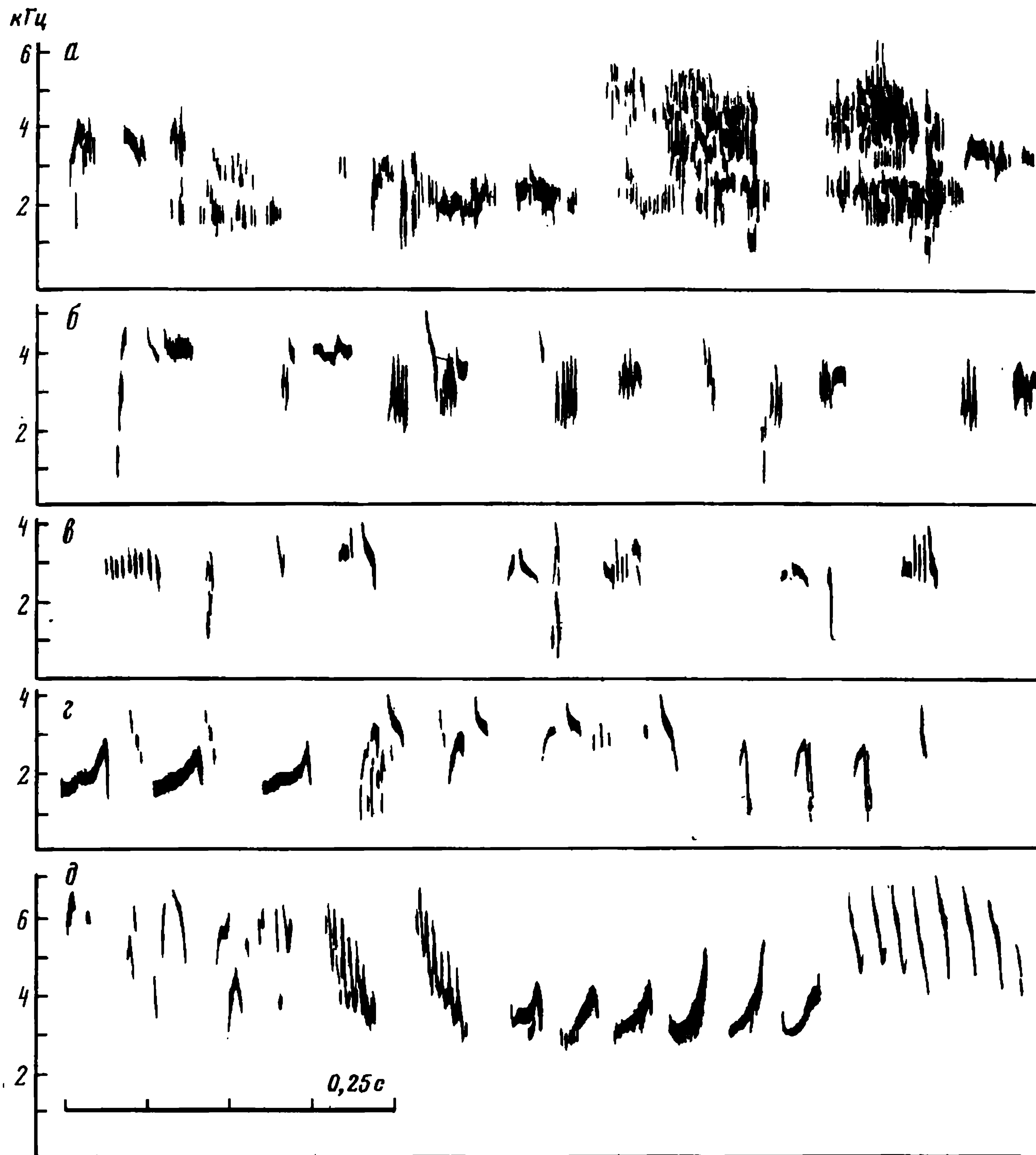


Рис. 69. Фрагменты песен Lanius i. speculigerus (*а—г*) и L. collurio (*д*)

а — формирование песни у слетков на базе ювенильного «скуления»; *б—д* — дефинитивные песни. Песни даурского жулана приурочены к более низкочастотной зоне спектра, сравнительно монотонны и насыщены имитациями. По фонограммам А. П. Крюкова и Б. Н. Вепринцева

2. Сигнал типа 2 (рис. 67, *г—е, ж, з, к, м, н*) по своим функциям соответствует сигналу 1, но характеризует еще более высокий уровень возбуждения отправителя. Поэтому он чаще всего воспроизводится сразу же вслед за наиболее плотными сериями сигнала 1 также в составе компактных гомотипических серий (обычно — во время саморекламирующего полета самца).

3. «Скуление» (рис. 68, *а—в*, 69, *а*). Исходно — ювенильный сигнал. Характерен также для взрослых самок в период консолидации пары и гнездостроения (как стимулятор, побуждающий самца к кормлению

партнерши), а также в преддверии копуляции. Изредка отмечается и у самцов.

4. «Шуршание» (рис. 68, *д, е*). Воспроизводится особями обоих полов при агонистических контактах, иногда — также при сильной тревоге у гнезда с птенцами.

5. Короткий щелчок (рис. 68, *г—е*). В составе протяженных гомотипических серий используется в качестве сигнала тревоги, в коротких последовательностях — при агонистических контактах. У всех трех форм в тревожных ситуациях гомотипические серии имеют строгую ритмическую организацию. У европейского жулана, кроме того, выявлен дополнительный вариант коротких щелчков несколько иного тембра, формирующих неритмичные серии (рис. 68, *з*).

6. Глухая трель. Сигнал, присутствующий только в лексиконе даурского жулана (рис. 68, *ж*). Наравне с сигналами 1 и 2 широко используется самцами этой формы во время формирования пар и во всех других типах взаимодействий между половыми партнерами. Как и сигналы 1 и 2, нередко воспроизводится во время пения.

7. Песня (рис. 69) не играет роли широковещательного «маякового» сигнала (эту функцию выполняют сигналы 1 и 2), но служит постоянным компонентом демонстраций самца около самки в момент образования пары. Может также сопровождать гнездостроительное поведение самца на первых этапах постройки гнезда.

Помимо перечисленных акустических элементов и конструкций в лексиконах жуланов присутствуют и другие звуки. Большая часть из них представлена всевозможными вариантами сигналов 1 и 2 (рис. 68, *в, д*), произносимыми как самцами, так и самками.

Прежде чем перейти к следующему параграфу, следует особо подчеркнуть, что в роли наиболее важных видовых опознавательных признаков в сфере акустики должны, по всей видимости, выступать широковещательные сигналы типа 1 и 2, а у даурского жулана — также сигнал 6.

3.3.2В. Сходство и различия в сигнальных компонентах репродуктивного поведения европейского, туркестанского и даурского жуланов

Задачей двух предыдущих параграфов было показать высокую степень общности в организации взаимоотношений между самцами и самками у названных форм жуланов (как и у ряда других, близких им видов). Здесь мы более подробно рассмотрим черты сходства и различий в тех этологических характеристиках европейского, туркестанского и даурского жуланов, которые могут быть определяющими при опознавании и выборе конспецифического полового партнера (саморекламирование самцов, средства сигнализации во время формирования пары) и в дальнейших процессах репродукции (копуляция).

Все поведенческие конструкции, наблюдаемые в указанных ситуациях, имеют в своем составе три компоненты: статичные оптические сигналы (в частности, видоспецифические окрасочные признаки), характерные двигательные реакции и акустические сигналы. Эффект воздействия таких комплексных раздражителей имеет неаддитивную природу: невозможно, например, иначе как в абстракции, рзделить значимость для самки видоспецифической окраски самца и тех телодвижений, посредством которых данная окраска демонстрируется партнерше.

Таким образом, можно заключить, что резкие различия в окраске особей обоих полов у пар пространственно контактирующих форм жуланов (европейский — туркестанский; европейский — даурский) должны являться инвариантными, определяющими уникальность каждой из трех рассматриваемых коммуникативных систем.

К сходному заключению можно прийти и при рассмотрении вокальных составляющих сигнального поведения. Начнем с того, что сигналы типа 1 и 2 сопровождают практически все типы социальных взаимодействий у этих сорокопутов (хотя и не вплетены непосредственно в демонстрации самца около самки при первой встрече партнеров или в момент копуляции, где их заменяют соответственно песня и сигнал «скуления»). Обладая несомненной видоспецифичностью в плане своей физической структуры, сигналы 1 и 2, как и видоспецифическая окраска, оказываются инвариантным признаком видоспецифичности (иными словами, несходства) коммуникативных систем европейского, туркестанского и даурского жуланов.

Наименее устойчивы различия между рассматриваемыми формами в моторике их сигнального поведения, что в значительной степени обязано высокой вариабельности этих характеристик. Она выявляется уже в структуре исходных ЭДА и становится еще более заметной при анализе способов их компановки внутри протяженных во времени секвенций сигнального поведения. Примером отсутствия стереотипности последних могут служить демонстрации самца в момент образования пары (конструкция 1; см. 3.3.2Б). У всех трех форм эта демонстрация может включать следующие основные элементы: поклон, вращение головы, разворачивание рулевых. Однако в каждом конкретном случае совершенно не исключено полное выпадение того или иного элемента. Например, при анализе 19 демонстраций этого типа у самцов туркестанского жулана в пяти отсутствовали поклоны, в стольких же — вращения головой, и лишь в девяти (менее 50 % выборки) оба элемента наблюдались совместно.

В целом межвидовые различия в моторике сигнального поведения не абсолютны и выявляются скорее лишь на уровне тенденций. Например, саморекламирующие полеты самцов даурского жулана могут включать в себя длительное планирование на неподвижных крыльях, тогда как у двух других видов планирование представляет собой короткую завершающую фазу полета. При демонстрациях типа 1 перед самкой и в других типах взаимодействий с ней для самцов даурского жулана наиболее, а для самцов европейского — наименее характерны реакции разворачивания рулевых. В предкопуляционных ситуациях типичным для самцов даурского жулана является размахивание расставленными и приподнятыми крыльями, тогда как самцы туркестанского жулана в этих ситуациях демонстрируют трепетание крыльев с небольшой амплитудой.

Взятые в отрыве от всех прочих видоспецифических особенностей окраски и вокализации, различия такого характера едва ли были бы достаточны для безошибочного распознавания конспецифического полового партнера. Однако в качестве одного из компонентов целостного комплекса опознавательных признаков они бесспорно придают этим комплексам определенные черты видоспецифичности и уникальности.

Кроме того, факт существования описанных различий в моторике сигнального поведения лишний раз указывает на далеко зашедшую генетическую дивергенцию рассматриваемых форм. О том же свидетельствуют и сопоставления акустических репертуаров. Обнаруженные нарушения в гомологии вокальных сигналов у туркестанского и даурского жуланов не оставляют сомнений в том, что дивергенция их поведения далеко пре-

вышает подвидовой уровень. Сигнальные компоненты репродуктивного поведения туркестанского и европейского жуланов более сходны, хотя морфологически эти виды отстоят дальше друг от друга, чем туркестанский и даурский жуланы. В итоге мы видим, что европейский жулан более или менее свободно гибридизирует с двумя видами, в существенно разной степени отличающихся от него особенностями сигнального поведения.

3.3.3. Резюме: обзор возможных факторов репродуктивной изоляции и причин неэффективности изолирующих барьеров

Прежде чем перейти к анализу поведенческих факторов в их двойственной роли стимулятора гибридизации и этологического изолирующего барьера, необходимо коротко ознакомиться с той экологической обстановкой, на фоне которой идут реальные процессы взаимодействия популяций интересующих нас форм.

3.3.3А. Экологические факторы

Важной предпосылкой отсутствия биотопической изоляции между европейским жуланом и двумя другими формами является его несомненная эвритопность. Спектр характерных местообитаний варьирует от вырубок и разреженных смешанных лесов по низинным болотам (Равкин, Лукьянова, 1976) до сухих предгорий с ксерофитной кустарниковой растительностью и до высот порядка 2000—3100 м (Дементьев, 1954а). Подобная экологическая пластичность позволяет европейскому жулану занимать все или почти все типы местообитаний, в которых гнездятся туркестанский и даурский жуланы.

Широкая симбиотопия европейского и туркестанского жуланов в зонах их контакта может быть обусловлена проникновением каждого вида в экологическую среду другого, поскольку второй из них не менее (если не более) эвритопен, чем первый. Разнообразие местообитаний туркестанского жулана подчеркивают все авторы региональных сводок по Средней Азии и Казахстану (Иванов, 1969; Корелов, 1970; Абдусалямов, 1973). По словам В. Н. Шнитникова (1949, с. 475), описывая местообитания этого вида, проще назвать те, в которых он не встречается, поскольку их сравнительно немного. Таковы, в частности, горные местности на высоте свыше 3300 м, а также полностью лишенные кустарников участки полынной степи и барханных песков. В случае дефицита кустарниковой растительности туркестанский жулан иногда устраивает свои гнезда даже в зарослях тростника.

Возможность спорадического гнездования европейского и туркестанского жуланов в опустыненных ландшафтах (см., например: Сушкин, 1908) приводит к тому, что последние в ряде случаев оказываются своего рода плацдармом для становления гибридных популяций, как это имеет место, в частности, в Зайсанской котловине (Панов, 1972; Панов, Крюков, 1973).

Несколько иная ситуация имеет место в районах контакта европейского и даурского жуланов, поскольку последний, в отличие от двух других рассматриваемых форм, гораздо более стенотопен. На всем протяжении своего ареала даурский жулан тесно связан с ксерофитными участками карагановой степи. Таким образом, его симбиотопия с европейским жула-

ном возможна главным образом за счет проникновения второго в местообитания первого, а не наоборот. При этом, однако, может сохраняться общая тенденция к разделению местообитаний между видами в зонах их контакта. Как мы видели выше, фенотипически чистые collurio предпочитают приречные ивняки в лесном поясе гор, а speculigerus — участки карагановой степи предгорий. В обоих местообитаниях многочисленны гибриды, которые всецело доминируют в переходной зоне между названными местообитаниями (Нейфельдт, 1986). Перед нами прекрасный пример неэффективности биотопической сегрегации в качестве изолирующей преграды.

Итак, не существует никаких препятствий биотопического характера для формирования смешанных размножающихся демов, становлению которых (3.3.2А) в ряде случаев способствует близкое совпадение в средних сроках начала размножения рассматриваемых форм.

Последнее обстоятельство наиболее очевидно в зоне гибридизации европейского и даурского жуланов в южном Алтае. В Чуйской степи первое появление самцов даурского жулана отмечено 12.V [24], начало яйцекладки у наиболее рано гнездящихся пар приурочено к последним числам мая, а массового гнездования — к концу первой и началу второй декады июня. В 200—250 км к северу, в ближайшей исследованной точке гнездования европейского жулана (Телецкое озеро; Крюков, 1980) образование пар в целом заканчивается к 5.VI. Начало яйцекладки у передовых пар происходит в период между 1.VI и 6.VI. Запоздавшие на пролете самцы европейского жулана, находящиеся в состоянии пика половой активности, могут оседать южнее постоянных мест гнездования этого вида — на северном краю ареала даурского жулана, присоединяясь к уже сложившимся демам последнего и формируя здесь пары с представителями этой формы.

Вероятно, нечто подобное имеет место в районах сближения ареалов европейского и туркестанского жуланов в Приаралье и в северном Казахстане (Целиноградская область). В последнем регионе (оз. Тенгиз) прилет и начало гнездования туркестанского жулана приурочены к концу первой декады мая, но холостые особи встречаются вплоть до 24.V. В этот же период (15—23.V) здесь отмечались холостые, находящиеся в состоянии готовности к размножению самцы и самки европейского жулана, в норме гнездящегося не более чем в 150 км к северу. Все это, вкупе с низкой численностью местных туркестанских жуланов, должно создавать несомненные предпосылки для формирования смешанных пар.

Иная картина складывается в юго-восточном Прикаспии, где ярко проявляется характерная склонность туркестанского жулана к раннему гнездованию — черта, отличающая его от поздно гнездящихся европейского и даурского жуланов. В центральном Копетдаге (около 38° с. ш.) яйцекладка у большинства пар происходит в первой декаде мая. Самая ранняя кладка найдена нами 3.V, первая сильно насиженная — 9.V (Зарудный, 1896). Что касается европейского жулана, то его здесь не наблюдали ранее 3.V. Массовый пролет этого вида в юго-западной Туркмении (и по всему восточному побережью Каспийского моря) происходит с конца первой и во второй декаде мая (7—18.V).

---

[24] Прилет даурского жулана в ближайших к Чуйской степи районах Монголии зарегистрирован в разные годы 1.V, 5.V и 7.V (Piechocki et al., 1982), в Тувинской АО — 10.V и 22.V (Иваницкий, личное сообщ.), в ю.-з. Забайкалье — 19—20.V (Измайлов, Боровицкая, 1973).

В этих условиях не исключено формирование единичных смешанных пар (Зарудный, 1896; см. также 3.3.3Б), но в целом сезонная изоляция может играть роль значимого фактора в ограничении потока генов между туркестанским и европейским жуланами. Однако мы не обнаруживаем этого в лежащих юго-западнее районах Ирана (3.3.1А), где также можно ожидать существование различий в сроках начала гнездования европейского и туркестанского жуланов (исходя из данных по фенологии прилета и размножения первого вида в Закавказье, а второго — во многих районах Средней Азии южнее 38° с. ш.; см.: Зарудный, 1896; Дементьев, 1954; Сухинин, 1959; Абдусалямов, 1973; Panow, 1983).

Чем далее к северу мы продвигаемся в ареале туркестанского жулана, тем менее значительным становится разрыв в сроках гнездования местных популяций этого вида и наиболее южных популяций европейского жулана. Так, в окрестностях Алма-Аты (43° с. ш.) начало массовой яйцекладки туркестанского жулана приурочено уже к последней (а не к первой, как в южной Туркмении) декаде мая (Шнитников, 1949). В ближайшей из изученных популяций европейского жулана (западные предгорья Алтая, долина р. Нарым) в эти даты заканчивается образование пар, а яйцекладка начинается, по-видимому, в первой декаде июня. Разрыв порядка всего лишь 10 дней между средними сроками начала гнездования в популяциях туркестанского и европейского жуланов в восточном Казахстане явно недостаточен для поддержания сезонной изоляции между ними. Напомним, что именно в эту десятидневку на рубеже мая и июня начинается размножение в гибридных популяциях Зайсанской котловины и Семипалатинской обл. (долина р. Чар; см. 3.3.1В).

Таким образом, в условиях широкой симбиотопии, поощряемой этологическими факторами (формирование гетероспецифических демов), сезонная изоляция не вполне эффективна даже в тех регионах, где наблюдаются существенные различия в начальных сроках размножения контактирующих форм (европейского и туркестанского жуланов в Иране). Во всех прочих изученных зонах контакта взаимодействующие формы приступают к размножению в близкие сроки, так что временной фактор сам по себе абсолютно несуществен в смысле предотвращения гибридизации.

3.3.3Б. Этологические факторы

Генерализованная позитивная реакция самцов каждого из рассмотренных видов на присутствие уже занявших территорию и социально активных неконспецифических самцов противодействует филопатрическим тенденциям в период весеннего пролета, приводя к формированию компактных гетероспецифических демов. Здесь возникают несомненные предпосылки для образования смешанных пар из-за временного или хронического отсутствия конспецифических партнеров.

До тех пор, пока в смешанных демах процент гибридных особей невелик, в них может поддерживаться тенденция к ассортативному скрещиванию (наши данные по составу брачных пар в смешанных популяциях не противоречат такой возможности; см. Панов, Крюков, 1973; см. 3.3.1В). Однако в том случае, если доля гибридов за счет тех или иных локальных событий заметно возрастает, сразу же возникают мощные предпосылки к дальнейшему усилению интрогрессии.

Все сказанное в разделе 3.3.1 подтверждает мысль, что гибридизация европейского жулана с туркестанским и с даурским носит вполне законо-

мерный характер, отнюдь не ограничиваясь отдельными эпизодами. При существовании вполне очевидных различий в видовых опознавательных признаках и в поведении гибридизирующих форм это явление требует специального объяснения. Мы склонны искать его в структурных особенностях процесса формирования пар у сорокопутов вообще и у видов «группы жуланов» в частности.

Эти особенности конспективно сводятся к следующему.

1. Строгое распределение поведенческих ролей между самцом и самкой: активная роль принадлежит только самцу, который раз за разом (с паузами порядка нескольких минут) сближается вплотную с пассивной самкой и проделывает перед ней длительные серии телодвижений в сопровождении песни.

2. При высоко консервативном характере общей схемы действий самца, ориентированных на самку, указанные серии телодвижений (демонстрации типа 1; см. 3.3.2Б) выступают в виде импровизаций (отсутствие жесткой стереотипности и, соответственно, строгой видоспецифичности). Последнее справедливо и в отношении вокализации самца при этих демонстрациях, поскольку сопровождающая их песня насыщена имитациями.

3. Самец в ходе образования пары кормит самку, которая при этом получает пищевое подкрепление «в награду» за согласованность своих действий с действиями самца. Это может способствовать привыканию самки к облику и манере поведения самца (если они первоначально не соответствуют ее стандарту). Такое привыкание возможно еще и потому, что формирование пары не есть однократный акт, а представляет собой процесс достаточно длительный, построенный на многократной повторяемости однотипных в целом взаимодействий. К этому можно добавить, что активность в выборе линии поведения со стороны лишь одного из партнеров снижает вероятность неадекватных контактов и может рассматриваться как фактор, действующий в сторону повышения согласованности поведения самца и самки.

Наши прямые наблюдения и данные других авторов показывают, что в реакциях самки отсутствуют элементы страха и антагонизма при сближении с ней неконспецифического самца. Самка при первой возможности принимает от него кормовые объекты, что несомненно способствует формированию временных пар из особей разных видов (примером может служить длительный эпизод ухаживаний холостого самца туркестанского жулана за пролетной самкой европейского в Б. Балхане 14.V — 1985 г.; см. также: Крюков, 1980). Показано, что даже в тех случаях, когда взаимодействующие особи принадлежат видам с резко различным поведением, наряду с временными парами изредка формируются и постоянные, позже приносящие потомство (Ольбергайте, в печати; Соколов, Соколов, 1987; о других случаях межвидовой гибридизации у сорокопутов см.: Panow, 1983, и Приложение).

Не отрицая определенной изолирующей роли выявленных различий в облике и в поведении трех форм жуланов при условии возможности свободного выбора партнеров, мы стремились подчеркнуть способность особей перестраивать свои оценки искомого во всех тех разнообразных ситуациях, когда контакты с конспецифическими особями почему-либо оказываются затрудненными. Реальные факты и достаточно правдоподобные гипотезы показывают, что в таких ситуациях нормой оказывается тактика альянсов с «суррогатными» неконспецифическими партнерами.

3.3.3В. Генетические факторы

Мы не обнаружили каких-либо явных признаков нарушения нормального хода репродукции у пар, имеющих в своем составе неконспецифических партнеров или особей гибридного происхождения. Кариологически все изученные формы чрезвычайно сходны, имея одинаковое число хромосом (2N=76) и единую схему их морфологической дифференциации (Булатова и др., 1971; Крюков, 1982). Мейоз у гибридов не отклоняется от нормы (Панов, Крюков, 1973).

Плодовитость гибридных пар и темп воспроизведения популяций, испытывающих заметный приток чуждых генов, находится в пределах вариаций, описанных для аллопатрических популяций рассматриваемых форм [25], а в некоторых случаях соответствуют верхнему пределу этих вариаций. Так, в популяции Чуйской степи в 1972 г. средняя величина кладки у 8 «чистых» пар даурского жулана составляла 5,6 яйца, а у 5 пар, в которых один или оба партнера обнаруживали признаки гибридного происхождения, — 5,5 яйца. Все 100 % яиц в гнездах гибридных пар дали птенцов, тогда как в 4 гнездах чистых пар, прослеженных до вылупления, потери на стадии насиживания составили по разным причинам 17,5 %. В том же регионе, по данным И. А. Нейфельдт (1986), суммарная средняя величина кладок у пар с «чистыми» и с промежуточными фенотипами составляла в 1960-х годах 5,3 (n=7). Многочисленность гибридов в изученных популяциях и их широкое участие в воспроизведении потомства позволяет усомниться в справедливости гипотезы (Степанян, 1983) о пониженной приспособленности гибридов.

Косвенным указанием на отсутствие полной генетической совместимости у изученных форм жуланов может служить сдвиг соотношения полов в гибридных популяциях в пользу самцов (Панов, Крюков, 1973). Однако указанная трактовка этого явления нуждается в более тщательной проверке, поскольку преобладание самцов нередко наблюдается и в чистых популяциях моногамных Воробьинообразных (Лэк, 1957, с. 139; Панов, 1983а).

* * *

Специфика географического распространения (в гнездовой сезон и на зимовках) вкупе с морфобиологическими особенностями рассмотренных здесь форм свидетельствует о том, что в данном случае мы имеем дело по крайней мере с двумя группами популяций, прошедшими длительный путь независимого эволюционного развития. Это, с одной стороны, европейский жулан, имеющий наиболее тесные генеалогические связи с представителями африканской фауны (L. gubernator), а с другой — комплекс «краснохвостых сорокопутов» (L. phoenicuroides и L. isabellinus), сформировавшихся, по всей видимости, в Центральной Азии. Отсюда следует, что генеалогические отношения трех названных форм не укладываются в ситуацию типа «былой единый вид» (ex-concpecies) в том ее определении, который предложен Л. С. Степаняном (1983, с. 98), вопреки мнению, высказанному в цитированной работе. В лучшем случае членами былого

[25] Средняя величина кладки в чистых популяциях L. collurio составляет в разных регионах и в разные годы 4,6—5,4 яиц (Мальчевский, 1959; Ullrich, 1971; Паевский, 1985), у L. phoenicuroides 4,4—5,7, обычно 4,9—5,2 (сводка: Panow, 1983), у L. speculigerus из юго-западного Забайкалья 5,6 (там же).

единого вида являются туркестанский и даурский жуланы, тогда как европейский жулан принадлежит к другой генеалогической ветви р. Lanius (см., в частности: Olivier, 1944; Panow, 1983). Рассматриваемый комплекс в целом, включающий в себя европейского, туркестанского и буланых жуланов, являет собой типичный пример надвида второго порядка по терминологии Ю. Хаффера (Haffer, 1986, с. 173).

Морфологическая дивергенция европейского и «краснохвостых» жуланов достигла такого уровня, что их долгое время относили к разным родам (Enneoctonus и Otomela соответственно). При этом, однако, этологически европейский и «краснохвостые» жуланы достаточно однотипны. Сказанное указывает, во-первых, на возможность неодинаковых темпов эволюционных преобразований морфологии и сигнального поведения и, во-вторых, на реальность широкой гибридизации между таксонами, не имеющими ближайшего общего предка, если в силу тех или иных причин (устойчивое сохранение комплекса плезиоморфных признаков, параллельная или конвергентная эволюция) поведенческие характеристики данных таксонов оказались сходными в момент соприкосновения их ареалов. Генетическая совместимость форм, степень дивергенции которых интуитивно соответствует межродовому уровню у птиц, оказывается возможной благодаря неоднократно отмечавшемуся низкому темпу генетической дифференциации таксонов видового и родового ранга (см. 1.3). Можно думать, что в данном случае перед нами еще одно свидетельство в пользу справедливости этой гипотезы.

3.4. Черноголовая овсянка Emberiza melanocephala Scopoli, 1769 — желчная овсянка E. bruniceps Brandt, 1841

Взаимоотношения черноголовой и желчной овсянок дают прекрасный пример начальных этапов отдаленной гибридизации в пока еще очень узкой зоне вторичного контакта, возникшей при встречном расселении названных форм. Ареал черноголовой овсянки простирается примерно на 3 тыс. км с запада на восток, охватывая северо-восточное Средиземноморье, Малую и Переднюю Азию, Кавказский перешеек и значительную часть Ирана. Протяженность по широте ареала желчной овсянки, обнимающего север Ирана и Афганистана, Среднюю Азию, Казахстан и крайний северо-восток Китая, составляет около 3,5 тыс. км. При этом область совместного обитания и гибридизации этих овсянок в юго-восточном Прикаспии занимает в широтном направлении всего лишь 90 км (Haffer, 1977a), т. е. менее 1,5 % линейной протяженности ареалов обеих родительских форм с запада на восток и совершенно ничтожную часть их общей площади (рис. 70). Относительно второй зоны вторичного контакта в нижнем Поволжье детальные сведения отсутствуют (см.: Волчанецкий, 1950; Линдеман, 1971).

Черноголовая и желчная овсянки формируют компактную группу (подрод Granativora Bonaparte, 1853; см.: Портенко, 1960, по поводу его диагностических признаков) внутри подсемейства Emberizinae. Общность их происхождения подчеркивается уникальной среди Воробьинообразных схемой свойственной обеим формам линьки и единой для них локализацией мест зимовок в Южной Азии (Индия). Первоначально черноголовая и желчная овсянки описаны как самостоятельные виды. Позже были сделаны попытки понизить их статус до подвидового — в силу географического викариата и сходства в окраске среди самок и у птиц в гнездовом

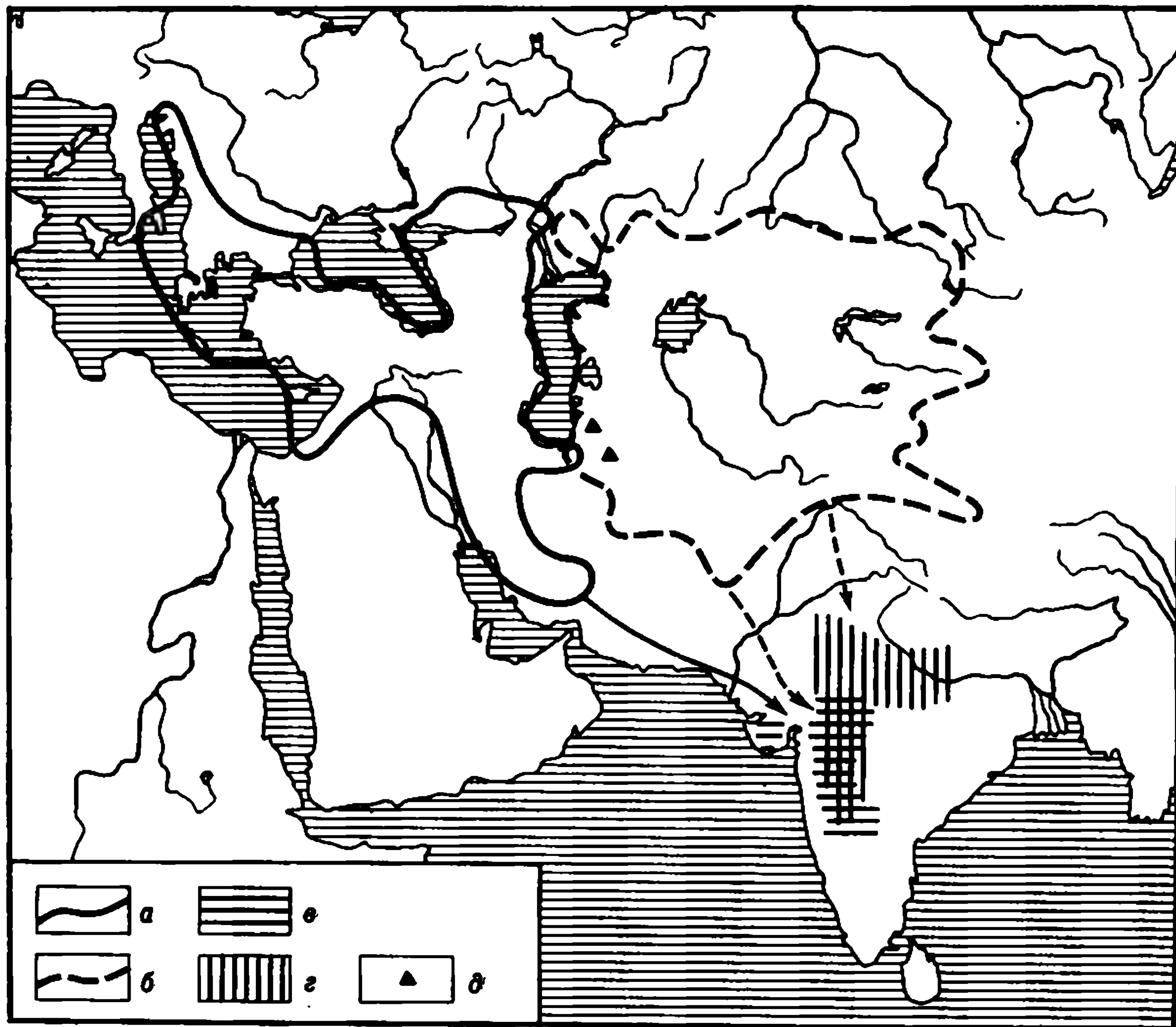


Рис. 70. Распространение черноголовой и желчной овсянок

а, в — гнездовой ареал и места зимовок Emberiza melanocephala; *б, г* — то же, E. bruniceps; *д* — места находок гнездящихся самцов melanocephala в ареале bruniceps. По: Maursberger, 1960, с дополнениями

наряде (Портенко, 1960), а также с учетом гибридизации между ними в области вторичного контакта (Paludan, 1940; Voous, 1960). Эта последняя точка зрения не была принята большинством систематиков, продолжающих рассматривать черноголовую и желчную овсянок как самостоятельные виды. Ю. Хаффер (Haffer, 1977a) нашел формальное подтверждение этому, показав, что в области совместного обитания данных форм фенотипически чистые особи составляют заведомо более 5 % от общей численности смешанной популяции (речь идет только о самцах). В соответствии со схемой Л. Шорта (Short, 1969a), которой руководствуется Ю. Хаффер, черноголовая и желчная овсянки на этом основании могут рассматриваться по крайней мере как «таксономические виды».

Кажется бесспорным, однако, что суждения о видовом статусе черноголовой и желчной овсянок зиждятся, скорее, не на этих формальных моментах, а на бросающихся в глаза морфологических особенностях этих форм, свидетельствующих о далеко зашедшем процессе дивергенции. Помимо резких различий в окраске самцов (рис. 71) черноголовая и желчная овсянки разнятся по общим размерам и особенностям формулы крыла. Масса самцов составляет в среднем 31 г у черноголовой овсянки и 25 г у желчной (разница соответствует 19 % от массы первого вида и 24 % от массы второго). Средняя длина крыла в аллопатрических популяциях черноголовой и желчной овсянок равна соответственно, 93,5 и 87,5 мм, средняя длина хвоста — 72,2 и 69,9 мм, средняя длина клюва (от ноздри) — 10,4 и 9,3 мм (Haffer, 1977a). Средние размеры яиц состав-

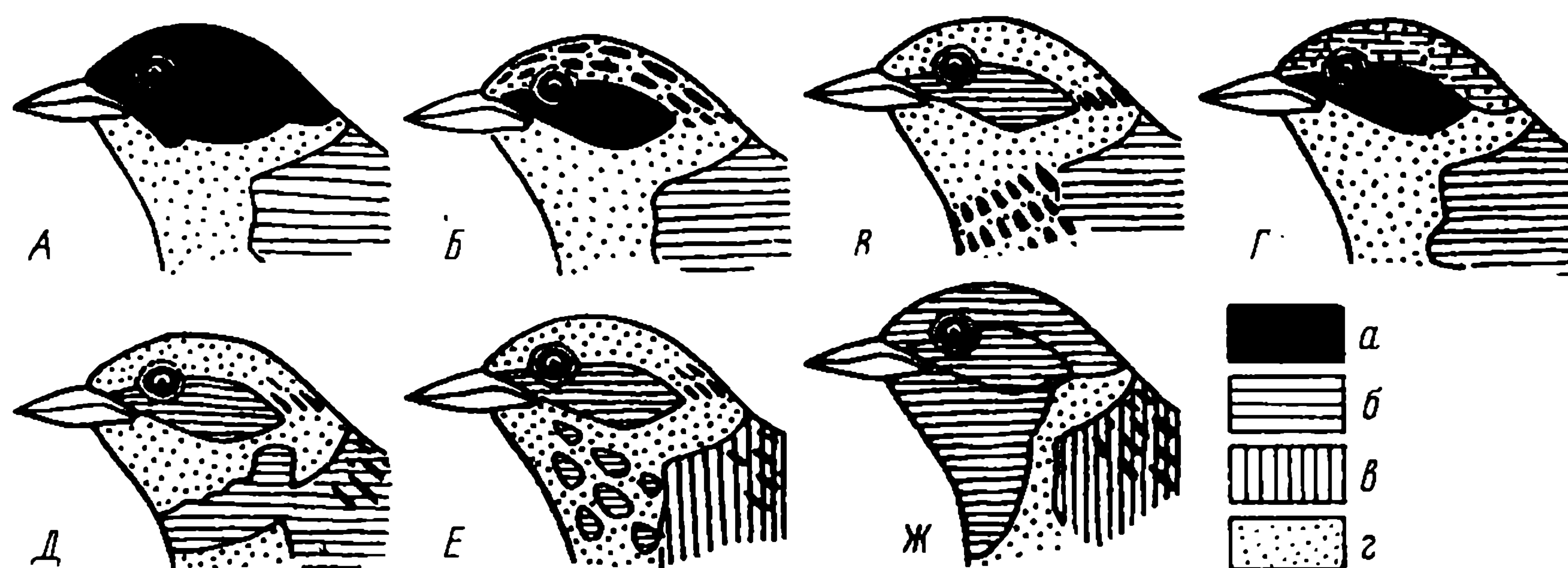


Рис. 71. Окраска головы у черноголовой овсянки (*А*), желчной овсянки (*Ж*) и некоторые варианты окраски особей гибридного происхождения из северо-восточного Ирана

Цвета: *а* — черный, *б* — каштаново-коричневый, *в* — зеленоватый, *г* — желтый. По: Paludan, 1940

ляют по разным авторам, 22,17—22,50 × 16,00—16,42 мм у черноголовой овсянки и 20,00—21,46 × 15,10—15,54 мм у желчной, их масса соответственно 0,167—0,172 и 0,141—0,144 г (Makatsch, 1976). У черноголовой овсянки II маховое в норме длиннее, чем III и IV, а у желчной наиболее длинным оказывается III маховое. Расстояние между концами V и IV маховых у черноголовой овсянки в среднем почти вдвое длиннее (4,3 мм), чем у желчной (2,7 мм) (Vaurie, 1956, цит. по: Haffer, 1977a).

Ниже будет показано существование некоторых других различий в образе жизни и в поведении этих форм, которые мы в дальнейшем рассматриваем в качестве полноправных биологических видов.

3.4.1. Фенотипический облик популяций в зоне вторичного контакта черноголовой и желчной овсянок и за ее пределами

Изученная в первом приближении зона вторичного контакта этих видов (рис. 72) локализована в северном Иране между 53° и 56° с. ш., в северных и южных предгорьях хребта Эльбурс (Haffer, 1977a). Из области северных предгорий сведения весьма отрывочны. Очевидно лишь, что здесь особи с фенотипами обеих родительских форм и со смешанными признаками обитают совместно в культурном ландшафте южного Прикаспия между населенными пунктами Нека на западе и Горган на востоке. Локальные поселения с преобладанием фенотипически чистых особей того либо другого вида разделены обширными пространствами (до 40 км по широте), где эти овсянки не обнаружены.

К югу от хребта Эльбурс зона контакта (пространственно изолированная от предыдущей высокими горными хребтами) сдвинута восточнее, простираясь примерно на 90 км между населенными пунктами Мойян на западе и Меямей на востоке. Этот регион был бегло обследован в мае-июне 1976 г. Ю. Хаффером (Haffer, 1977a), обобщившим также данные более ранних авторов (в основном К. Палудана). Оказалось, что к западу от Мойяна обитает только черноголовая овсянка, а к востоку от Меямея — только желчная.

Основные диагностические признаки (общие размеры, пропорции, формула крыла) остаются достаточно постоянными в популяциях обоих видов не только далеко за пределами зоны контакта, но и в ближайших ее окрестностях. Результатом является хорошо выраженная ступенчатая

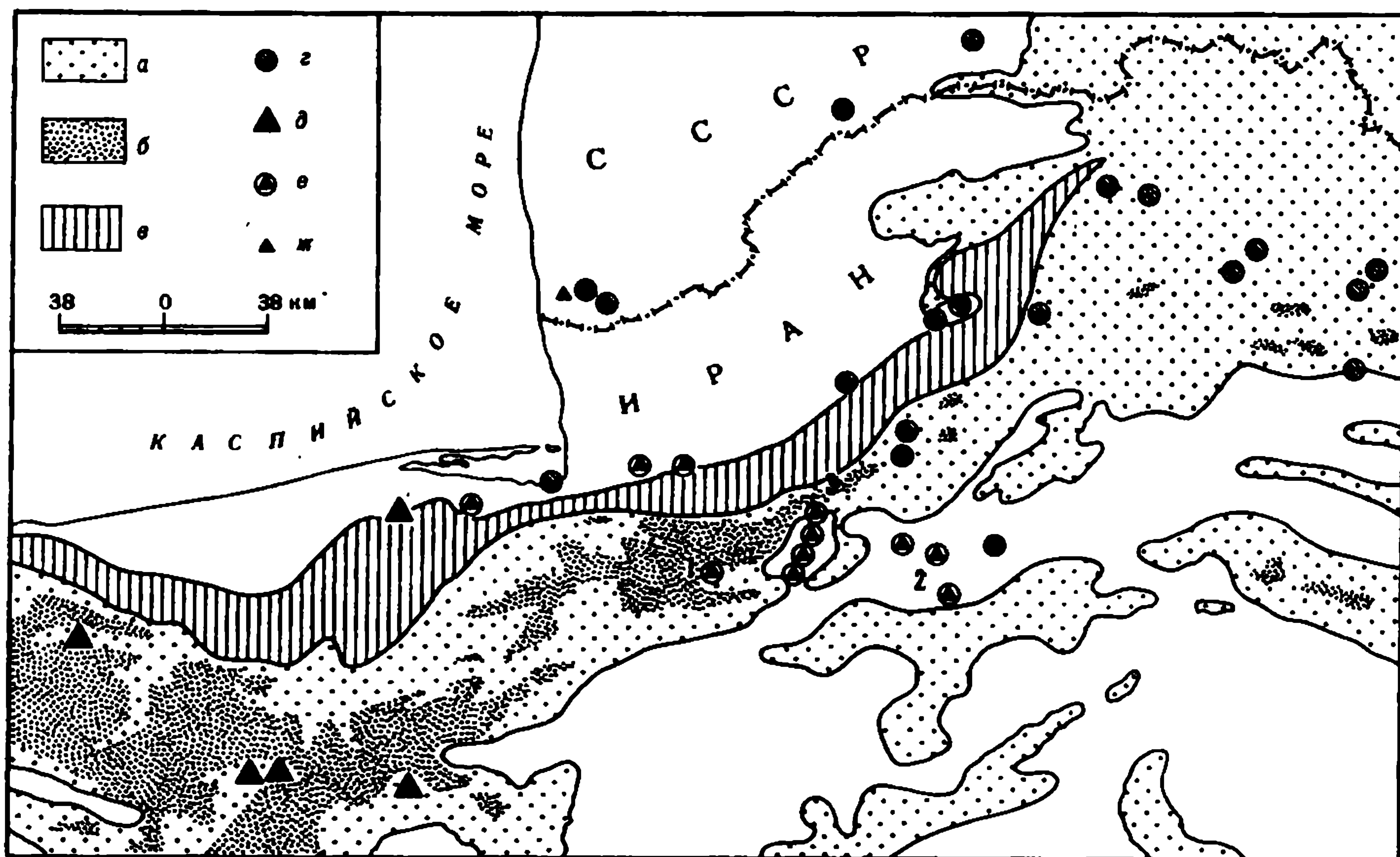


Рис. 72. Картосхема зоны контакта и гибридизации черноголовой и желчной овсянок в северном Иране

а — холмистые предгорья; *б* — высоты более 2300 м над уровнем моря, *в* — леса по северным склонам хребта Эльбурс; *г* — гнездовые поселения (демы) Emberiza bruniceps; *д* — то же, E. melanocephala; *е* — то же, смешанных (гибридных) популяций; *ж* — места гнездования единичных особей E. melanocephala в ареале E. bruniceps Цифрами обозначены Мойан (*1*), Абр (*3*) и Меямей (*2*). Из: Haffer, 1977, с изменениями и с использованием данных Е. М. Белоусова

клина по ряду размерных признаков (длина крыла, хвоста и клюва; расстояние между концами IV и V первостепенных маховых). В частности, средние значения длины крыла уменьшаются на трансекте длиной менее 100 км (между населенными пунктами Мойян и Меямей) от 92,7 до 89,1 мм. Названные пункты лежат в крайних периферических участках зоны вторичного контакта. Популяцию из окрестностей Мойяна можно рассматривать как принадлежащую ареалу E. melanocephala, хотя и испытывающую значительное влияние генов E. bruniceps. Популяция из окрестностей Меямея, напротив, представлена на первый взгляд преимущественно фенотипически чистыми E. bruniceps; генетическое влияние на нее со стороны E. melanocephala выглядит довольно ограниченным (Haffer, 1977a). Так или иначе, каждая из этих популяций по всем изученным метрическим признакам уклоняется в сторону другого вида. Если говорить о длине крыла, то популяция Мойяна характеризуется более низкими значениями этого признака, нежели черноголовые овсянки из лежащих далее к западу участков ее ареала (92,7 и 93,5 мм соответственно). Популяция Меямея, напротив, более длиннокрыла по сравнению с «чистыми» популяциями желчной овсянки из северо-восточного Ирана и из СССР (89,1, 87,5 и 85,7 мм соответственно).

Другой комплекс диагностических признаков, позволяющих судить о размахе гибридизации в зоне контакта и об интенсивности интрогрессии за ее пределами, — это окраска самцов, резко различная у интересующих нас видов. Различия затрагивают цвет головы (черная у E. melanocephala, коричневая в норме у E. bruniceps), горла и груди (желтые и коричневые соответственно), мантии (рыжеватая и зеленовато-желтая) и надхвостья

(рыже-коричневое и лимонно-желтое). Униморфизм окраски самцов более характерен для черноголовой овсянки. Уклоняющиеся варианты (темная пестристость в области горла и груди; целиком черное горло) изредка встречаются далеко за пределами зоны контакта (Балканский полуостров) и, по всей видимости, есть результат мутационной изменчивости, никак не связанной с межвидовой гибридизацией (Haffer, 1977а, с. 45). То же, вероятно, можно сказать о сравнительно высокой изменчивости окраски у самцов желчной овсянки: цвет темени варьирует от яично-желтого до каштаново-коричневого (Портенко, 1960), каштановое поле на груди занимает большую или меньшую поверхность.

Самцы, объединяющие в своей окраске признаки обоих видов, обнаружены к настоящему времени только в весьма ограниченной по площади области соприкосновения ареалов черноголовой и желчной овсянок [26]. Такие экземпляры (гибридная природа которых не подлежит сомнению) даже и в этом регионе сравнительно немногочисленны. В достаточно представительной серии из 25 самцов, добытых К. Палуданом (Paludan, 1940) в центре южной зоны контакта, у кишлака Абр, подобные экземпляры составляют 20—24 %. Из 80 самцов, наблюдавшихся с близкого расстояния и (или) добытых Ю. Хаффером, только 7 (8,7 %) определены как бесспорные гибриды. Вместе с тем этот автор весьма осторожен в оценках видовой принадлежности тех экземпляров, окраска которых по первому впечатлению соответствует диагнозу того либо другого вида. Он неизменно акцентирует разницу между «чистыми» представителями данного вида и особями, «близко соответствующими» видовому диагнозу.

Результаты, получаемые с учетом и без учета этого противопоставления, оказываются в корне различными. Например, если считать всех 6 самцов, добытых Ю. Хаффером у кишлака Абр, относящимися к виду E. melanocephala, можно прийти к выводу об упрочении в этом регионе изолирующих барьеров за последние 40 лет, прошедших со времени изучения данной популяции К. Палуданом (см. выше). В действительности, как указывает Ю. Хаффер, среди этих 6 самцов только один является «чистым» E. melanocephala, тогда как 5 других по окраске «близко соответствуют» диагнозу melanocephala, но характеризуются при этом промежуточными размерными признаками, часть из которых (формула крыла) подвержены повышенной индивидуальной изменчивости. Отсюда напрашивается вывод, что по крайней мере 5 (83,3 %) из 6 экз. этой серии могут быть потомками от возвратных скрещиваний гибридов F_1 с доминирующей в данном регионе по численности черноголовой овсянкой (по данным К. Палудана, соотношение «фенотипически чистых» самцов melanocephala и bruniceps составляет у кишлака Абр 5—10 : 1).

На основе анализа фенотипического состава смешанных популяций на трансекте вдоль южных склонов хребта Эльбурс Ю. Хаффер дает следующие оценки соотношения в числе фенотипов melanocephala, «гибридов» и bruniceps: крайняя западная точка зоны контакта (Мойян) — 66:30:4; центр зоны контакта (долина Бестам, включая окрестности киш-

[26] Л. С. Степанян (1978б) добыл самца типа melanocephala с признаками примеси генов bruniceps в ареале черноголовой овсянки (Ордубад, Нахичеванская АССР), примерно в 700 км западнее зоны гибридизации. Автор рассматривает этот экземпляр не как продукт гибридизации, а как результат гомологичной изменчивости данных видов. Вместе с тем возможность появления гибридных особей далеко за пределами зоны контакта совершенно не исключена (см., например: Мищенко, 1983 и заключительные замечания к данному разделу работы).

лака Абр) — 57:35:8; крайняя восточная точка зоны контакта (Меямей) — 4:4:92. Легко видеть, что две первые выборки принадлежат единой совокупности, тогда как третья бесспорно отличается от них обеих. Перед нами очевидный результат действия серьезных (хотя частично проницаемых) преград потоку генов между популяциями долины Бестам и окрестностей Меямея, разделенными сухими степями, которые лишены местообитаний, пригодных для обитания этих овсянок.

3.4.2. Особенности социального и сигнального поведения желчной и черноголовой овсянок

Специфика социального и сигнального поведения этих видов, чрезвычайно сходных этологически, будет рассмотрена на примере желчной овсянки, по которой мы располагаем более полными данными. В период весеннего пролета и в момент прилета на места гнездования самцы держатся плотными стайками (по 5—7, иногда до 30 особей), в которых индивидуальные дистанции подчас не превышают 1 м, а взаимный антагонизм практически отсутствует. Самки к этому времени, как правило, держатся уже поодиночке.

В течение недели после появления в местах гнездования самцы занимают индивидуальные участки. При этом взаимное тяготение между ними, столь ярко выраженное в период миграции, отчасти сохраняется. В результате даже в относительно гомогенных ландшафтах поющие самцы склонны формировать более или менее компактные группировки («колонии», по выражению Ю. Хаффера), отделенные от других таких же группировок обширными участками незанятых угодий.

Величина и степень компактности этих группировок сильно варьируют в зависимости от общей численности местных популяций, подверженной значительной географической изменчивости (Рустамов, 1958, с. 150), а также, вероятно, и существенным годовым колебаниям (наши данные по п-ову Мангышлак). В условиях высокой численности подобные кластеры обычно объединяют до 8—10 территорий. Дистанции между песенными постами соседних самцов зачастую не превышают 15 м. При умеренной и низкой численности компактность таких микродемов выражена в меньшей степени: центры песенной активности самцов разнесены на расстояния порядка 50—100 м. Однако при любых обстоятельствах из одной точки практически всегда можно одновременно слышать пение 2—3 самцов[27].

Пик прилета самок начинается не ранее чем через неделю после появления основной массы самцов. Пока самок еще мало, а территориальная структура дема окончательно не оформлена, появление самки в сфере видимости самцов выливается в коллективные погони за ней. Иногда самку преследует целая группа самцов, включающая в себя до 6—7 особей. После того, как самцы становятся более жестко привязанными к своим индивидуальным участкам, во взаимодействия с вновь появившейся самкой вовлекаются лишь те самцы (не более 2—3 одновременно), которые являются хозяевами расположенных по соседству территорий.

---

[27] Постоянные акустические контакты между самцами, находящимися в составе данной локальной группировки, могут способствовать выработке микродиалектов, свойственных той или иной «колонии» (см.: Haffer, 1977a, с. 43 и данные по песенному поведению желчной овсянки в настоящей работе).

В этих ситуациях самцы вступают в непродолжительные, но подчас весьма жесткие конфликты, иногда заканчивающиеся короткой дракой — сначала в воздухе, а затем на земле.

В связи со сказанным выше неудивительно, что плотность гнездования желчной овсянки бывает весьма высокой. Например, в Бадхызе на площади 2,4 га было найдено 54 гнезда, причем в местах с максимальной плотностью населения на 100 кв. м приходилось до 6 гнезд. Минимальные расстояния между гнездами не превышали при этом 10 м (Рустамов, 1958). Учитывая тот факт, что (по данным того же автора) самцы не принимают участия ни в гнездостроении, ни в выкармливании молодняка, у желчной овсянки можно ожидать полигинических и даже промискуитетных взаимоотношений между полами.

Стремление самцов желчной овсянки находиться в постоянном акустическом и визуальном контакте должно приводить к тому, что в условиях низкой численности вида, при дефиците видоспецифической социальной стимуляции, самцы будут присоединяться к демам черноголовой овсянки, обладающей сходной манерой поведения и весьма похожей вокализацией. Возможно, аналогичным в подобных условиях может быть и поведение особей черноголовой овсянки, хотя для этого вида не характерно формирование чрезвычайно компактных демов, столь типичных для желчной овсянки. Черноголовые овсянки нередко селятся единичными парами. В местах с их достаточно высокой численностью средняя дистанция между гнездами составляет 101 ± 17 м ($n=9$). В 8 случаях расстояние до ближайшего гнезда варьировало от 75 до 200 м, и лишь в одном случае составляло 30 м (Адамян, 1969).

Принципиальная схема социальных взаимодействий, единая для обоих видов, состоит в следующем. Самец рекламирует свой участок регулярным пением, время от времени перелетая с одного излюбленного песенного поста (вершина куста, куртины высокого разнотравья) на другой. Такие перелеты совершаются невысоко над землей и, как правило, строго параллельно ее поверхности. Полет при этом слегка замедлен, взмахи крыльев отличаются небольшой амплитудой. В моменты особого возбуждения этот полет выглядит еще более специфическим: контурное оперение сильно распушено, крылья мелко трепещут, скорость перемещения в воздухе минимальна, хвост слегка приподнят над уровнем туловища (рис. 73). Замедленный активный полет временами переходит в короткое планирование на расправленных крыльях. Мелкое трепетание крыльев начинается у поющего самца еще до начала этого «трепещущего полета» и в полной мере выражено вплоть до момента посадки на очередную присаду. Трепещущий полет в норме сопровождается песней или другими вокальными сигналами. Он используется в равной степени как элемент территориального поведения (рекламирование и патрулирование индивидуального участка) и как звено брачного поведения. Наряду с описанным полетом по прямой, во время которого птица чем-то напоминает летящего шмеля, у желчной овсянки есть и хорошо выраженный демонстративный полет, при котором она иногда поднимается высоко в воздух и летает кругами над своим участком.

В момент первого появления самки на территории самца или в ее ближайших окрестностях самец пытается сблизиться с ней, используя стремительный полет повседневного типа, сопровождаемый интенсивным пением. Самка, не готовая к формированию пары, пытается спрятаться в заросли травы у основания куста или спасается бегством, что приводит к погоне за ней со стороны самца (иногда и его соседей). Если самцу

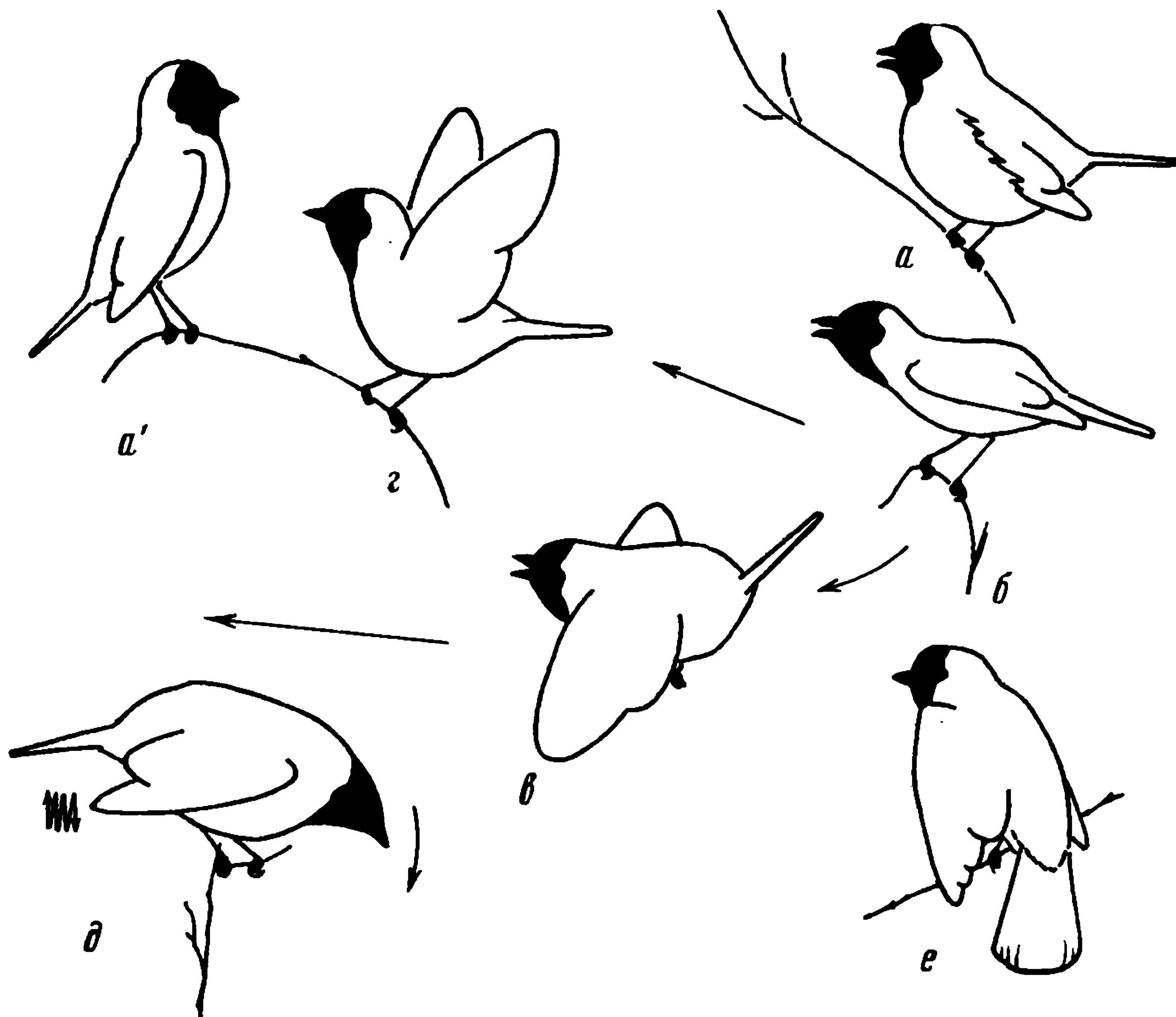


Рис. 73. Демонстративное поведение желчной овсянки Emberiza bruniceps

а, а' — позы поющих самцов; *б—г* — демонстративный «полет шмеля» и посадка подле самца-соперника (крылья несколько секунд остаются зафиксированными в приподнятом положении); *д, е* — позы самца при взаимодействиях с социальными партнерами (в позиции *«д»* — незавершенное смещенное клевание, крылья трепещут). По зарисовкам В. В. Иваницкого и автора

удается сблизиться с самкой, он принимает особую позу (характерную в подобных ситуациях и для других видов овсянок — сравни рис. 73,*е*, 80,*а,в,г*), в которой медленно перемещается вокруг самки по субстрату. Отдельные элементы данной позы (распушенное контурное оперение, приподнятые перья загривка и надхвостья, приспущенные крылья, полуразвернутый хвост) наблюдаются в разных сочетаниях или в полном комплекте и при последующих взаимодействиях в уже сложившейся паре.

Такое поведение самца характерно для моментов его сближения с самкой, которым предшествует трепещущий полет самца в ее сторону. По окончании короткого взаимодействия (демонстрации самца, сидящего в 20—30 см от самки или лазающего вокруг нее) самец улетает на свой очередной песенный пост — обычно таким же трепещущим полетом. Копуляция не сопровождается какими-либо дифференцированными церемониями: самец летит к самке, принявшей позу готовности к спариванию, кроет ее и тут же улетает. В целом демонстративное поведение самца однотипно во всех типах социальных взаимодействий (территориальных и половых) и не регламентировано сколько-нибудь жесткими запретами на комбинаторику нескольких базовых (моторных и вегетативных) реакций.

Вокальный репертуар желчной овсянки включает 3 типа базовых сигналов-позывок и сравнительно стереотипную песню. К числу базовых элементов мы относим:

1. Короткий широкополосный звук, приблизительно передаваемый как хрипловатое «жу» (рис. 74,*а*). Эти звуки могут использоваться в повседневных ситуациях в виде одиночных посылок (например, в полете в период миграций), но чаще воспроизводятся в составе гомотипических или гетеротипических серий, чередуясь в последнем случае с позывкой типа 2. Гетеротипические и гомотипические серии нередко объединяются в составе единых, протяженных во времени секвенций. Это наиболее характерный вокальный сигнал самца в ситуациях, имеющих явную социальную подоплеку (например, в моменты повышения активности самцов-соседей; при нарастании уровня сексуальной мотивации и в контекстах взаимодействия с самкой; в случае проигрывания видоспецифической песни в пределах территории данного самца; и т. д.). Для всех этих ситуаций характерен трепещущий полет, который нередко сопровождается описанной вокализацией.

Эти гетеротипические серии звуков часто включены и в последовательности песен. При этом позывки 1 регулярно чередуются с позывками 2 (рис. 74,*а*), после чего следует короткая серия первых с укороченными паузами между отдельными посылками и сразу же — песня. Иными словами, в таких случаях секвенция из 3—5 позывок типа 1 оказывается как бы начальной фразой песни (рис. 74, *в*).

2. Разнообразные по характеру частотной модуляции посылки тоновой природы, звучащие наподобие короткого «пли» (рис. 74,*а*). Иногда образуют гомотипические серии типа щебетания. Описанные выше гетеротипические серии позывок 1 и 2 можно приблизительно передать звукосочетаниями «жу. . .пли (пауза) жу. . .пли (пауза)» и т. д. Ритм следования посылок внутри таких последовательностей может варьировать в широких пределах.

3. «Стрекотание». Ритмически организованная последовательность звуков гармонической природы (рис. 74,*б*), передаваемая как негромкое «че че че че че» или хрипловатое «ке ке ке ке ке». Сигнал используется сравнительно редко и свидетельствует о высоком уровне социальной активации отправителя. Подобно всем прочим вокальным сигналам, он может воспроизводиться самцом во время трепещущего полета. Иногда то же самое наблюдается у самок, когда они пытаются сблизиться с половым партнером, проделывая «самцовый» трепещущий полет. Не исключено, что эта позывка связана с агрессивными мотивациями.

4. Песня, представляющая собой последовательность разнообразных тоновых элементов, отличается высоким постоянством структуры в репертуаре каждого данного самца. Вариации внутри индивидуального репертуара относятся в основном за счет того, что один и тот же вариант песни воспроизводится либо в полном, либо в незаконченном виде. Незаконченные песни иногда формируют обособленные серии внутри длинной последовательности «нормальных» песен. Другой источник индивидуальной изменчивости песен обусловлен вариациями в числе начальных нот, представленных базовыми звуками типа 1 (см. выше). В песнях одного и того же самца эти начальные ноты в одних случаях присутствуют (в разном числе), в других могут полностью отсутствовать.

Как уже упоминалось, для желчной овсянки характерна межиндивидуальная изменчивость песен, создающая почву для формирования диалектов (рис. 75). Структурно близкие микродиалекты, каждый из

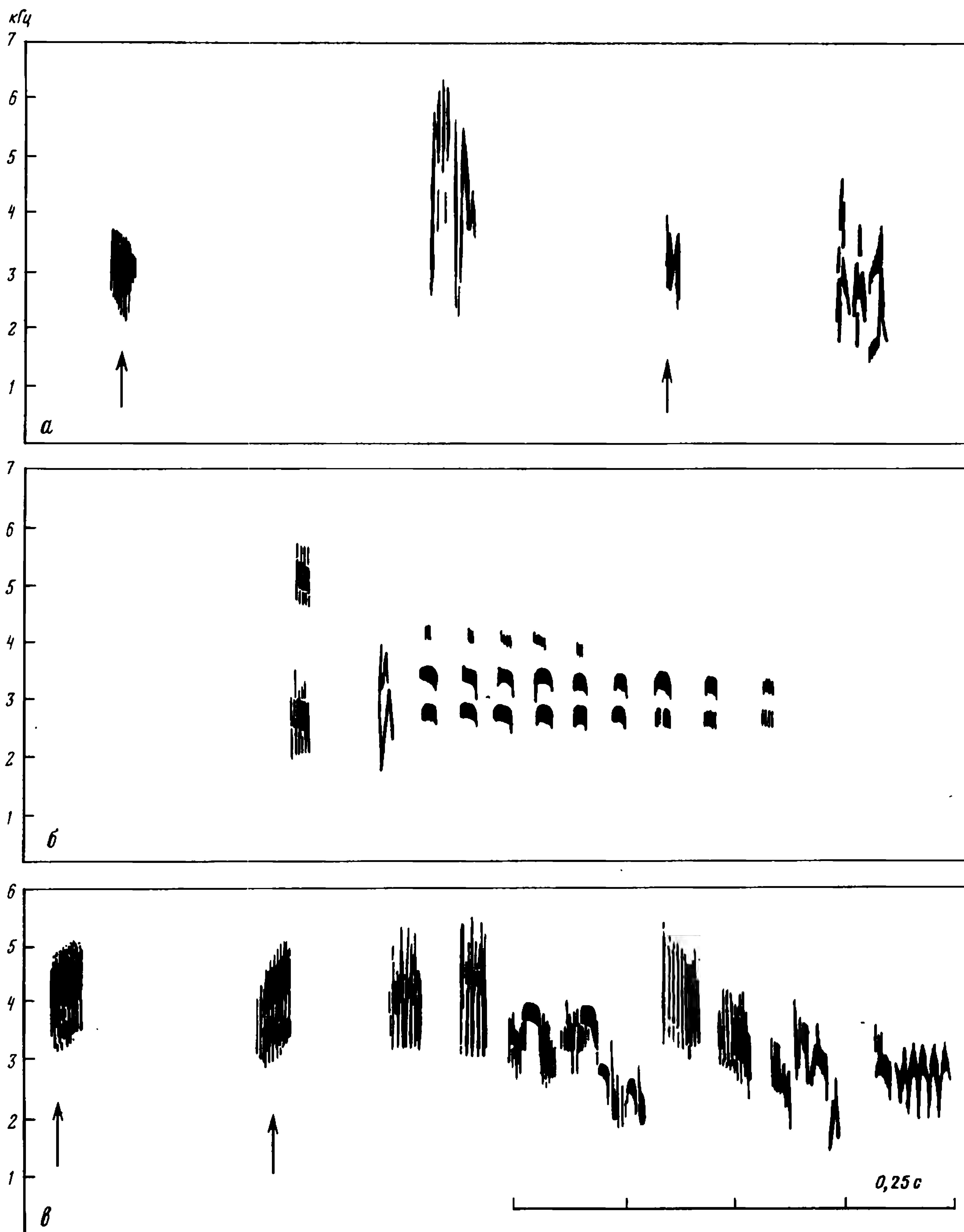


Рис. 74. Основные акустические сигналы Emberiza bruniceps

а — секвенция базовых сигналов типа 1 (показаны стрелками) и 2; *б* — сигнал типа 3; *в* — песня самца, которой предшествуют две посылки базового сигнала 1 (стрелки)

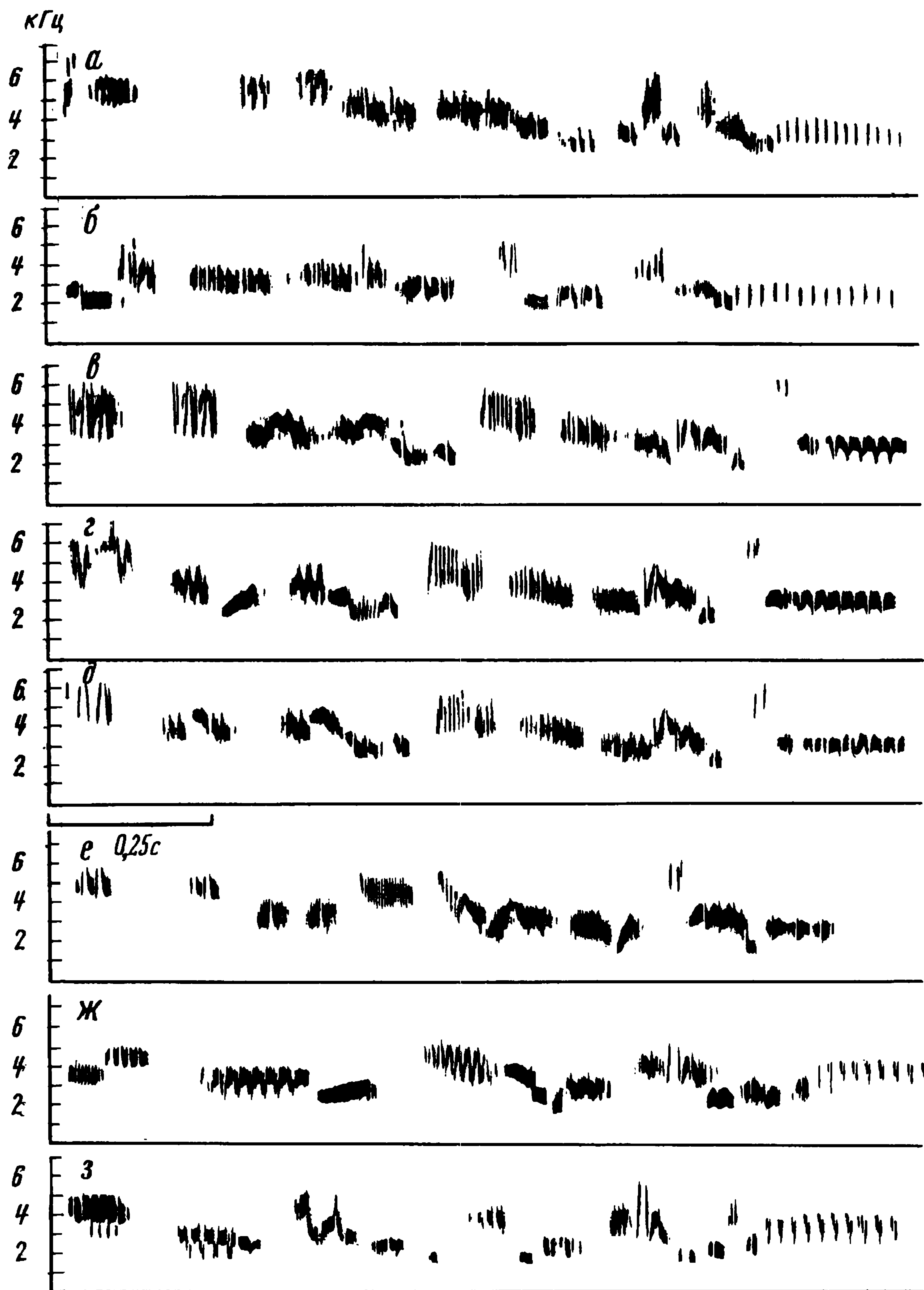


Рис. 75. Песни Emberiza bruniceps (*а—д*) и E. melanocephala (*е—з*)

а, б — песни 2 самцов из Бадхыза (1982 и 1987 гг.), *в—д* — песни 3 самцов из западного Копетдага, поселок Кара-Кала (*в* — 1982 г., *г, д* — 1986 г.); *е* — песня самца из Нахичеванской АССР, *ж, з* — песни 2 самцов из окрестностей Баку (Гобустан)

которых характерен для самцов данного дема, складываются в местные географические диалекты. Наиболее постоянной внутри диалекта остается заключительная часть песни, тогда как начало ее подвержено заметной индивидуальной изменчивости. При существовании ярко выраженной географической изменчивости песен желчной овсянки они тем не менее сохраняют общий характер звучания на всем протяжении ее ареала, всюду отличаясь от очень сходно организованной песни черноголовой овсянки (см. ниже).

Мы не располагаем детальным описанием поведения черноголовой овсянки. Однако имеющиеся ограниченные данные указывают на высокое сходство в организации социальных взаимодействий и в сигнальном поведении интересующих нас видов. Общим для них компонентом моторики демонстративного поведения является замедленный трепещущий полет. Весьма сходны также по крайней мере два (из четырех основных) типа вокальных сигналов: базовые позывки 1 [28] и песни. Существенно, однако, что при общем глубоком сходстве в организации песен желчной и черноголовой овсянок налицо и определенные черты различий. В песне первого вида преобладают «ноты» с большим количеством очень плотно упакованных импульсных элементов (типа вибрато); меньше перепад частот между соседствующими друг с другом нотами; ритмическая организация песни менее выражена (см. рис. 75). Ни один из этих признаков не является абсолютно постоянным и определяющим, однако все они вместе взятые придают песням желчной овсянки торопливость и мажорное звучание, в отличие от звучащей замедленно и минорно песни черноголовой овсянки. К сожалению, в настоящее время отсутствуют фонограммы песен этих овсянок из зоны контакта и гибридизации. Можно лишь сослаться на наблюдения Ю. Хаффера (Haffer, 1977*a*), который специально подчеркивает отсутствие в этом регионе каких-либо различий в манере пения самцов с фенотипами того и другого вида, равно как и особей с промежуточными фенотипами.

3.4.3. Резюме: обзор возможных факторов репродуктивной изоляции и причин неэффективности изолирующих барьеров

Сопоставление биотопических требований желчной и черноголовой овсянок не дает указаний на существование каких-либо заметных межвидовых различий по этому признаку. Вместе с тем сроки размножения в аллопатрических популяциях этих видов из районов, примыкающих к зоне вторичного контакта с востока и с запада, заметно разнятся между собой. Таким образом, при отсутствии биотопической сегрегации между видами в области их сосуществования основным фактором экологической изоляции в принципе могла бы быть изоляция сезонная. Рассмотрим упомянутые экологические характеристики обоих видов более подробно.

Основными местообитаниями желчной и черноголовой овсянок служат открытые травянистые угодья с разреженными кустарниками и с отдельно стоящими невысокими деревьями. Поскольку гнезда обоих видов могут располагаться как на древесно-кустарниковой растительности, так и на крупностебельных травах (Рустамов, 1958; Адамян, 1969), присутствие

[28] Согласно немногим имеющимся данным, этот сигнал у черноголовой овсянки занимает более высокочастотные зоны спектра (5—6 кГц), чем у желчной овсянки (3—5 кГц).

кустов и деревьев необходимо прежде всего в плане обеспечения самцов господствующими над местностью песенными постами. Оба вида обычно избегают ксерофитных ландшафтов и тяготеют к мезофильным участкам местности. Приуроченность предпочитаемых местообитаний к орошаемым угодьям характерна как для желчной (Зарудный, 1896; Шнитников, 1949), так и для черноголовой (Степанян, 1978б) овсянок. Будучи исходно связанными с луговыми сообществами, оба вида по долинам горных речек могут подниматься высоко в горы — максимально до 2500 м (черноголовая овсянка; Haffer, 1977a) и даже до 3000 м (желчная овсянка; Спангенберг, Судиловская, 1954). В частности, в Туркмении второй вид в своем вертикальном распространении доходит до зоны высокогорной арчи на высоте 2200 м над уровнем моря (Рустамов, 1958).

В аридных ландшафтах, не испытывающих сильных антропогенных воздействий, желчные овсянки тяготеют к руслам естественных водотоков, формируя вдоль них линейные поселения. Стремление селиться в непосредственной близости от водоемов обусловлено не только тягой к мезофильным растительным сообществам, но и прямой потребностью в воде для питья и купания. Все эти условия сохраняются в антропогенных ландшафтах типа оазисов, где желчные овсянки селятся вдоль арыков по окраинам поселков и возделываемых полей, по опушкам искусственных насаждений и т. д. В культурной полосе предгорий Кавказского хребта и западного Эльбурса такие вторичные местообитания широко осваиваются черноголовой овсянкой (Ляйстер, Соснин, 1942; Haffer, 1977a). По мнению последнего автора, антропогенные ландшафты, возникшие на месте сведенных человеком лесов у подножий восточного Эльбурса, создали здесь плацдарм для расселения обоих видов навстречу друг другу и для формирования сначала смешанных, а затем и гибридных популяций.

К сожалению, в литературе отсутствуют какие-либо сведения о сроках размножения интересующих нас видов в области контакта и в тех участках их ареалов, которые непосредственно примыкают к зоне гибридизации с востока и с запада. Однако те данные, которыми мы располагаем по среднеазиатским популяциям желчной овсянки и по закавказским популяциям черноголовой, указывают на возможность значительного несовпадения сроков начала гнездования родительских форм в области их сосуществования.

Наиболее ранние сроки весеннего прилета самцов желчной овсянки в юго-западной Туркмении датируются серединой апреля (14.IV на западном Узбое). К началу первой декады апреля самцы этого вида здесь уже вполне обычны (Рустамов, 1958). В центральном Копетдаге (Геок-Тепе) мы наблюдали наиболее раннюю копуляцию 7.V, а первое недостроенное гнездо нашли 12.V. Несколько далее к востоку, в Бадхызе, начало прилета самцов в разные годы приходится на 8—14 апреля (Рустамов, 1958). В 1986 г. В. В. Иваницкий (личное сообщ.) наблюдал в этом регионе первых самцов 14.IV, а первую самку — 25.IV; уже 28.IV отмечено много сформировавшихся пар, в одной из которых самка приступила к гнездостроению. В 1976—1977 гг. мы отметили здесь начало прилета самок 20 и 22.IV. Гнездо с 4 яйцами обнаружено 6.V 1977 г. По данным А. К. Рустамова (1958) для южной Туркмении в целом птенцы в гнездах желчной овсянки начинают появляться со второй декады мая и становятся обычными в третьей декаде этого месяца. Вероятно, пары, гнездящиеся дважды за сезон, в Туркмении не представляют редкости.

По другую сторону зоны контакта, в Закавказье, самые ранние даты появления самцов черноголовой овсянки приходятся на последнюю декаду

апреля (25.IV 1970 г. в Нахичеванской АССР). Запаздывание срока прилета самцов составляет около 10 дней по сравнению с соответствующими сроками для желчной овсянки в юго-восточном Прикаспии. Первых самок в этом регионе мы наблюдали 4.V и 10.V. В близкие сроки появляются черноголовые овсянки и в западном Азербайджане. Например, в Гобустане (окрестности Баку) в 1985 г. еще не поющий самец встречен 29.IV, первые самки — 30.IV и 1.V. По данным М. С. Адамяна (1969), в Армении начало прилета самцов в разные годы датируется 3—6.V, а самки появляются на 3—5 дней позже. Первая сформировавшаяся пара встречена этим автором 12.V, копуляции отмечены 20, 24 и 27.V. Наиболее ранняя дата начала яйцекладки в ущелье Джрвеж близ Еревана — 18.V. В двух гнездах первые яйца были отложены 24.V, в 4 других — 25—28.V, еще в 5—30.V—3.VI (Адамян, 1969). Обрисованной картине соответствуют данные других авторов по Армении (наиболее раннее гнездо с 4 яйцами 2.VI; Ляйстер, Соснин, 1944) и из прочих районов Кавказа (гнезда с кладками из Дагестана и Кабардинской АССР от 28 и 29.V; Спангенберг, Судиловская, 1954). Вылупление птенцов в Закавказье начинается не ранее первых чисел июня, массовый вылет из гнезд приурочен к концу июня—началу июля (Адамян, 1969). В связи со столь поздним гнездованием черноголовой овсянки второй цикл размножения едва ли возможен в норме.

В итоге приходится констатировать, что в среднем сроки размножения желчной и черноголовой овсянок в тех участках их ареала, откуда шло встречное расселение этих видов, разнятся не менее чем на две недели. Тот факт, что при этих условиях в зоне вторичного контакта возможна достаточно широкая гибридизация, еще раз указывает на малую эффективность «сезонной изоляции» в качестве прекопуляционного изолирующего барьера (см. 1.3.2).

Коль скоро мы не располагаем детализированным описанием целостного сигнального репертуара черноголовой овсянки, высказанное выше заключение о весьма высоком этологическом сходстве этого вида с желчной овсянкой может показаться преждевременным. Тем не менее имеющиеся сравнительные данные по организации социальных отношений и взаимодействий у данных видов, по некоторым важным компонентам моторики сигнального поведения (демонстративный трепещущий полет) и по характеру вокализации (именно видоспецифических песен) указывают на отсутствие серьезных различий в поведении желчной и черноголовой овсянок. Этологические различия между ними носят сугубо количественный характер (что особенно наглядно проявляется при сравнении песен) и, на наш взгляд, не могут служить надежной основой для поддержания репродуктивной изоляции. Как и во всех ранее рассмотренных случаях, резкие различия в окраске самцов оказываются недостаточно мощным тормозом на пути гибридизации, закономерно возникающей на почве сходства в поведении взаимодействующих форм и в дальнейшем поощряемой таким сходством.

Углубление гибридизации с течением времени приводит к нивелированию в зоне контакта небольших первоначальных различий в поведении, а также в прочих биологических особенностях родительских форм, например, в сроках миграций и гнездования.

* * *

Как уже упоминалось, желчная и черноголовая овсянки стоят особняком среди палеарктических Emberizinae. Об этом свидетельствуют, в частности, некоторые особенности их вокализации, в которой отсутствуют столь характерные для большинства овсянок звуки с «металлическим» звучанием. Б. К. Штегман (1938) называет черноголовую овсянку «эндемиком» Средиземноморской фауны, к которой автор затем вынужден отнести и желчную овсянку (из-за бесспорной общности происхождения обеих форм). Согласно этой схеме заселение ими Передней Азии шло с запада, так что желчная овсянка должна рассматриваться как дериват черноголовой. Тот факт, что зимовки обоих видов локализованы в Индостане, позволяет искать корни их происхождения в Южной Азии и, таким образом, рассматривать прямо противоположную схему расселения — с востока на запад.

Ю. Хаффер (Haffer, 1977a) связывает начало дивергенции этих видов с расщеплением первоначально единого ареала их гипотетического общего предка. Учитывая мезофильность обоих видов, Ю. Хаффер датирует распадение предкового вида на два изолята (западный и восточный) временем вюрмского оледенения (29—13 тыс. лет назад). Согласно палеогеографическим данным, этот период характеризовался в северном Иране сухим и холодным климатом, вызвавшим опустынивание местных ландшафтов (среднегодовое количество осадков 200—300 мм). Трудно сказать, было ли названное расщепление некогда единого ареала единственным в истории интересующих нас овсянок. В любом случае, как следует из построений Ю. Хаффера, оно должно было быть последним.

Согласно предлагаемой им схеме, увеличение осадков и соответственно площадей, занятых мезофильными растительными сообществами с участием кустарниковых и древесных пород, началось около 13 тыс. лет тому назад. Примерно 5500 лет назад среднегодовое количество осадков увеличилось до 500—800 мм. В этот период появилась возможность для встречного расселения черноголовой и желчной овсянок из рефугиумов, в которых они переживали холодный и засушливый период (соответственно в Малой Азии и в горных системах запада Центральной Азии). Последующее уничтожение лесов по склонам хребта Эльбурс (в историческое время) и создание ирригационных систем в его предгорьях подготовили в этом регионе условия, благоприятные для обоих видов. Именно в культурном ландшафте, как считает Ю. Хаффер, осуществился вторичный контакт видов при их расселении навстречу друг другу.

Эти последние события могли иметь место совсем недавно, о чем косвенно свидетельствует уже сама узость зоны совместного обитания и гибридизации желчной и черноголовой овсянок. Любопытно, что А. М. Никольский (1886), наблюдавший оба вида в северном Иране у кишлака Абр, не упоминает о гибридах между ними. Этот факт обратил на себя внимание К. Палудана (Paludan, 1940), который полвека спустя, в 30-х годах нашего столетия засвидетельствовал в этой самой точке широкую гибридизацию.

Сказанное наводит на мысль о постепенности разрушения барьеров репродуктивной изоляции, которая на первых этапах сосуществования видов могла поддерживаться различиями в окраске самцов, а также в сроках весеннего прилета и начала гнездования родительских видов. Разные стадии процесса поступательного углубления гибридизации прослеживаются и сегодня при сравнении фенотипического состава удален-

ных друг от друга локальных популяций, в которых доля гибридов колеблется от 4 % (ранние этапы гибридизации) до 35 % (начало этапа интрогрессии и «слияния видов»).

Прогноз, согласно которому следует ожидать дальнейшего расширения зоны вторичного контакта и гибридизации, основывается также на данных, свидетельствующих о продолжающемся расселении обоих видов навстречу друг другу. В последние годы зафиксировано начало дальнейшей экспансии черноголовой овсянки на восток, в ареал желчной овсянки. Самцы первого вида регистрировались несколько раз в юго-западной Туркмении (Е. М. Белоусов, личное сообщ.) и даже в центральном Копетдаге, в 300 км восточнее известных мест находок этого вида в северном Иране (Мищенко, 1983).

Расширение ареалов обоих видов наблюдается также в другом регионе. Речь идет о предкавказском участке ареала черноголовой овсянки (Рашкевич, 1956) и о северокаспийской области распространения желчной овсянки (Джубанов, 1972). В результате эти виды вошли во вторичный контакт в Нижнем Поволжье (в районе оз. Эльтон у западной границы Казахстана в период между 1933 и 1949 гг. — Волчанецкий, 1950). Нет сомнений в том, что и этот регион рано или поздно окажется ареной гибридизации между черноголовой и желчной овсянками.

Ю. Хаффер называет область вторичного контакта желчной и черноголовой овсянок «зоной перекрывания и гибридизации». С нашей точки зрения, этот случай правильнее было бы охарактеризовать как парапатрический контакт двух форм; при этом их основные ареалы разделены узкой «ничейной» полосой, занятой спорадически распределенными гибридогенными демами (см. рис. 72).

3.5. Обыкновенная овсянка Emberiza citrinella Linnaeus, 1758 — белошапочная овсянка E. leucocephalos Gmelin, 1771

Взаимоотношения этих форм в области вторичного контакта представляют собой классический пример широкого перекрывания ареалов с регулярной, но ограниченной гибридизацией. Область симпатрии простирается примерно на 2,5 тыс. км в широтном направлении и до 2 тыс. км по долготе (рис. 76). Анализ коллекционных материалов дает весьма разноречивые оценки доли гибридных особей в смешанных популяциях (табл. 15). Есть основания полагать, что в большинстве из них не менее 75 % пар состоят из конспецифических особей и не более 25 % сформированы из представителей разных видов или включают в себя птиц гибридного происхождения. Вместе с тем в отдельных регионах не исключена высокая степень панмиксии («скопления гибридов»).

Факт существования достаточно интенсивного потока генов между популяциями обыкновенной и белошапочной овсянок дает основание ряду авторов (Портенко, 1960; Voous, 1960) присваивать этим формам ранг подвидов внутри единого вида E. citrinella. Данная точка зрения в настоящее время непопулярна, и большинство авторов рассматривают этих овсянок в качестве «полных» видов, основываясь на резких различиях в комплексах их окрасочных признаков, в остеологии (Ильичев, 1962) и в поведении (Панов, 1973б). Иными словами, перед нами очередной пример того, что суждения относительно таксономического статуса заметно дивергировавших, но гибридизирующих друг с другом форм базируются преимущественно на морфологической, а не на «биологической» концепции вида.

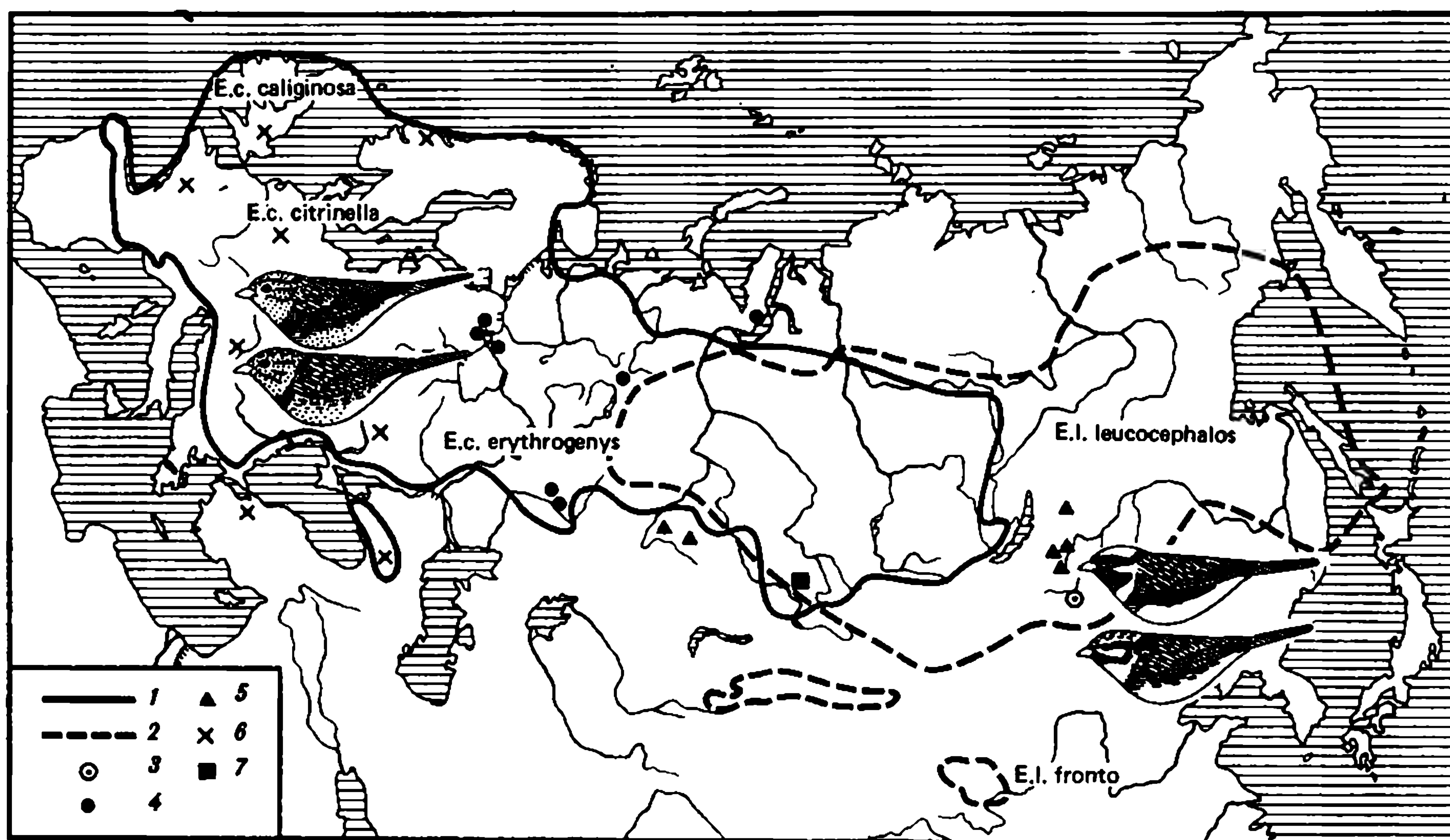


Рис. 76. Ареалы Emberiza citrinella и E. leucocephalos

1 — граница ареала обыкновенной овсянки; *2* — то же, белошапочной овсянки; *3* — находка гнездящейся самки обыкновенной овсянки за пределами ареала вида (Piechocki, Bolod, 1972); *4* — находки гибридов типа 1 за пределами зоны симпатрии в апреле—июне; *5* — то же, гибридов типа 2 и 3; *6* — залеты белошапочной овсянки за пределы области ее зимовок; *7* — район, где обнаружена ситуация типа «скопления гибридов»

3.5.1. Фенотипический облик популяций в аллопатрических участках ареалов обыкновенной и белошапочной овсянок и в зоне их симпатрии

Содержание этого раздела базируется в основном на анализе окраски взрослых самцов, наблюдавшихся или добытых в гнездовой период (апрель—июль). Мы коснемся здесь лишь тех окрасочных признаков, характер варьирования которых неодинаков в чистых и в смешанных популяциях, так что наблюдаемая вариабельность может быть проявлением нормальной внутривидовой изменчивости, следствием притока чуждых генов или же обусловлена совместным действием обоих этих факторов. К числу таких признаков в первую очередь относится степень развития эумеланинов в оперении головы — зачаточная у обыкновенной овсянки и сильно развитая у белошапочной (рис. 77, 79, 80).

В популяциях обыкновенной овсянки далеко за пределами зоны симпатрии (например, в Западной Европе) значительная часть взрослых самцов (до 75 %) имеет по бокам горла небольшое число каштановых перышек, которые в ряде случаев образуют сплошные продольные полоски шириной порядка 1 мм. Характер варьирования этого признака у разных особей может быть оценен балльной шкалой — так же как и степень проявления другого (более редкого в аллопатрических популяциях обыкновенной овсянки) признака — именно присутствия каштанового пигмента в окологлазничной области (см. рис. 77). Анализ географической изменчивости этих признаков показывает, что их концентрация и степень выраженности в ареале обыкновенной овсянки усиливаются в направлении

Таблица 15

Доля фенотипических гибридов между обыкновенной и белошапочной овсянками (самцы, апрель—июль) в смешанных популяциях из разных участков зоны их симпатрии (по материалам коллекций Зоомузея МГУ и ЗИН АН СССР)

Регион	Общее число просмотренных экземпляров	Число фенотипических гибридов *	Гибриды (не менее), %	Гибриды по другим данным, %
1. Свердловская, Челябинская, Тюменская, Омская обл., Ханты-Мансийский авт. округ	71	13 (11, 1, 1)	18,3	
2. Томская обл.	184	16 (11, 3, 2)	8,7 **	
3. Кемеровская обл.	41	14 (7, 4, 3)	34,2	
4. Новосибирская обл., север Алтайского края	29	6 (1, 5, 0)	20,7	22,6 (данные учетов автора)
5. Юго-запад Алтайского края и северо-восточный Казахстан	17	7 (1, 5, 1)	41,2	53,8 (то же)
6. Горный Алтай	18	1 (1, 0, 0)	5,5	3,2 (Сушкин, 1938)
7. Тувинская АО, юг Красноярского края	12	1 (0, 1, 0)	8,3	
8. Красноярский край, Иркутская обл.	47	6 (4, 0, 2)	12,8	
Всего:	419	64	15,3	

* В скобках указано число гибридов типов 1, 2 и 3 соответственно (см. текст).

** Сюда не включены 28 экз. с фенотипом, изображенным на рис. 79, *г*, определенные В. А. Хахловым как гибриды. Еще 7 таких экземпляров не включены в число гибридов при анализе состава популяций в регионе 4 (см. текст).

с запада на восток, в сторону зоны ее симпатрии с белошапочной овсянкой (рис. 78).

При этом особи, несущие эти признаки в их слабом выражении (баллы 2 и 3), являются в основном (хотя и не обязательно) генетически чистыми обыкновенными овсянками, тогда как экземпляры с более высокими балльными значениями признаков представляют собой более или менее отдаленных потомков смешанных пар (Панов, 1973б; см. также: Löhrl, 1967).

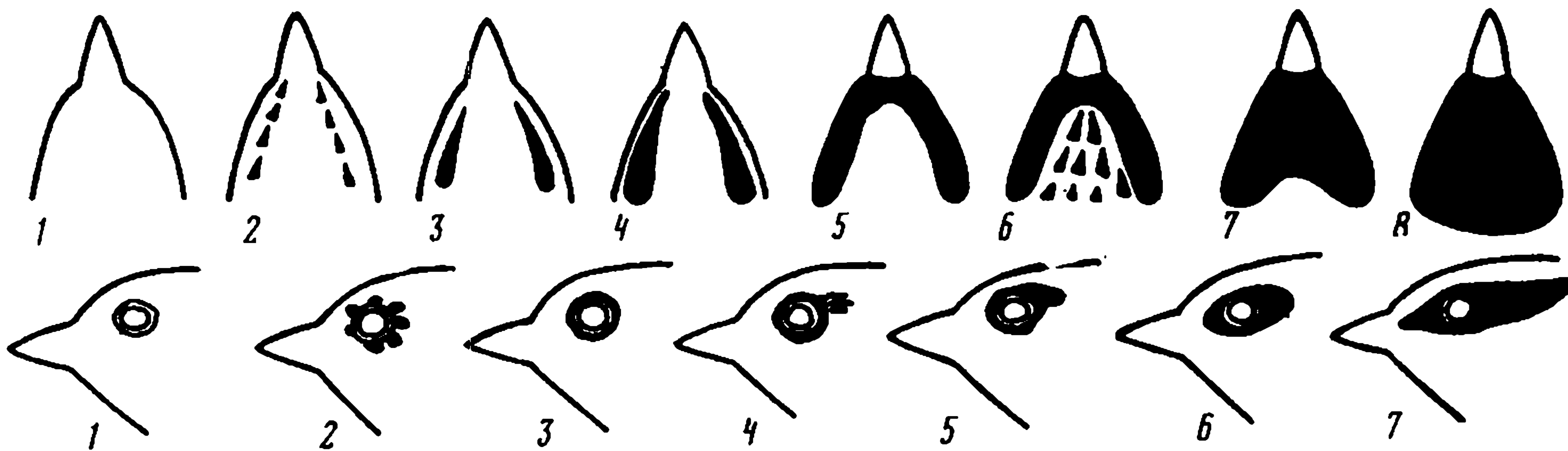


Рис. 77. Балльная оценка окраски горла (признак «каштановые усы») и окологлазничного оперения (признак «окологлазничное кольцо») у самцов Emberiza citrinella (1), E. leucocephalos (*8* — в верхнем ряду, *7* — в нижнем) и особей гибридного происхождения. Из: Панов, 1973б

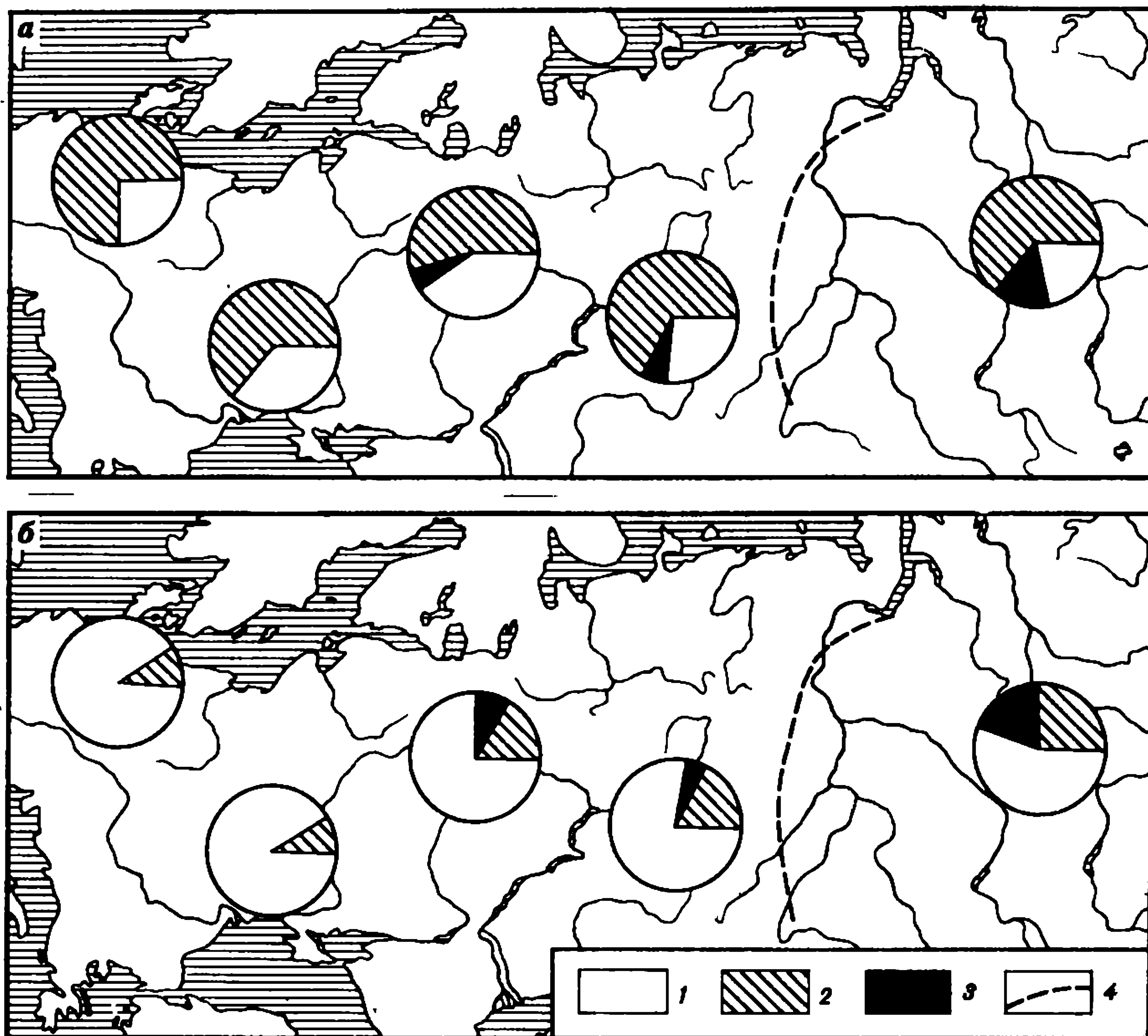


Рис. 78. Распространение признаков в гнездящихся популяциях Emberiza citrinella

а — «каштановые усы»; *б* — «окологлазничное кольцо»; *1* — признак отсутствует, балл 1; *2* — баллы 2—3; *3* — баллы 4 и выше; *4* — западная граница зоны симпатрии. Из: Панов, 1973б

Среди белошапочных овсянок наряду с самцами, у которых в каштановый цвет окрашена вся горловая область вплоть до зоба (см. рис. 79,*б*), встречаются также «белогорлые» самцы и экземпляры, у которых каштановый цвет распространен только на подбородке и на боках горла (см. рис. 79,*г*). Белогорлые самцы известны лишь из зоны симпатрии и, таким образом, по всей видимости, имеют гибридное происхождение. Что касается самцов с частично редуцированной каштановой пигментацией горла, то вопрос о степени их генетической чистоты остается спорным. В. А. Хахлов определил все 28 экз. этого типа из окрестностей г. Томска и 7 из Барнаула в качестве гибридов. Однако отсутствие у всех этих особей хотя бы слабого развития желтизны на светлых участках оперения (признак обыкновенной овсянки) не позволяет нам безоговорочно принять точку зрения этого исследователя (см. табл. 16) [29].

За счет усиления в зоне симпатрии каштановой пигментации головы у многих экземпляров, в целом окрашенных по типу обыкновенной овсянки, и редукции эумеланинов лицевого оперения у особей типа «белошапочной овсянки» здесь отчасти стирается межвидовой хиатус по этой категории признаков. В результате усиления их изменчивости становится возможным

[29] Сам по себе факт отсутствия желтизны не отрицает гибридной природы экземпляра (см., например, рис. 79, *и*, *к*). Однако в рассматриваемом случае настораживает отсутствие этого признака у всех без исключения 35 экз.

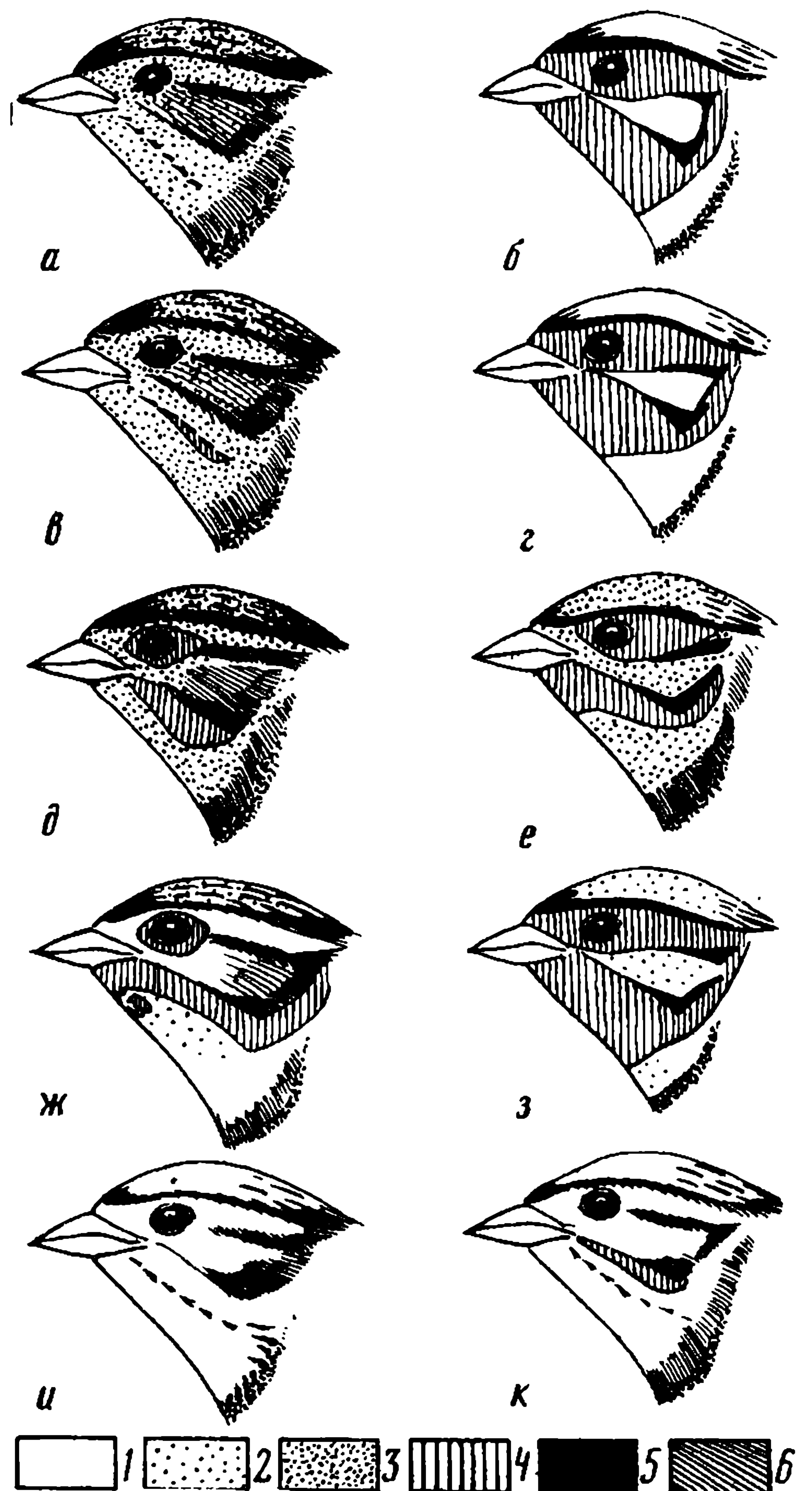


Рис. 79. Типичная окраска головы самцов Emberiza citrinella (*а*) и E. leucocephalos (*б*), уклоняющиеся варианты окраски (*в* — E. citrinella; *г* — E. leucocephalos) и некоторые варианты окраски бесспорных гибридов: типа 1 (*д*, *е*), типа 2 (*ж*, *з*) и типа 3 (*и*, *к*)

Цвета: *1* — белый, *2* — желтый, *3* — рыжий, *4* — каштановый, *5* — черный, *6* — разные оттенки серого и бурого

выстроить континуальные ряды экземпляров, сочетающих в себе черты обоих видов. Внутри такого континуума можно условно выделить три типа гибридных самцов: 1) особи, которые по общему желтому тону окраски оперения напоминают обыкновенных овсянок, но имеют более или менее развитую каштановую пигментацию в лицевой области; 2) особи, по общему типу окраски сходные с белошапочной овсянкой, но имеющие слабую примесь желтизны на светлых участках оперения (табл. 16) и (или) редуцированные области каштановой пигментации на голове; 3) особи, полностью или почти полностью лишенные как желтого цвета (признака обыкновенной овсянки), так и каштановых участков на голове (белошапочная овсянка) (см. рис. 79, *и*, *к*).

Соотношение фенотипически чистых особей обоих родительских видов в разных регионах и доля промежуточных фенотипов в смешанных популяциях показаны в табл. 15. Мы полагаем, что значительный разброс оценок, касающихся доли гибридных особей в разных точках зоны симпатрии, нельзя отнести только за счет артефакта коллекционных выборок (хотя опасность этого достаточно велика). В ряде случаев результаты, полученные при анализе музейных коллекций, хорошо согласуются с данными наших абсолютных учетов (строки 4 и 5 в табл. 15) и с результатами систематического, целенаправленного коллектирования (строка 6 в табл. 15). В итоге можно видеть, что даже в соседствующих друг с другом регионах гибридизация между обыкновенной и белошапочной овсянками может иметь достоверно различный размах.

Состав брачных пар был проанализирован нами в смешанной популяции из центра зоны симпатрии (окрестности Новосибирска). Здесь на участке постоянных наблюдений площадью около 2,5 кв. км в 1967 г. обитало 7 самцов с фенотипом обыкновенной овсянки, 20 — с фенотипом белошапочной и 4 — с уклоняющимися вариантами окраски (2 самца типа 1 и 2 — типа 2, см. выше). Все эти 4 самца имели в качестве половых партнеров самок с фенотипом белошапочных овсянок. Кроме того, один

Таблица 16

Количество особей, окрашенных в целом по типу белошапочной овсянки, но с желтизной на тех или иных участках оперения * (по данным: Зарудный, 1913)

Участки оперения, на которых сосредоточена желтизна	Самцы (239 экз.)	Самки (71 экз.)	Участки оперения, на которых сосредоточена желтизна	Самцы (239 экз.)	Самки (71 экз.)
Край кисти	233	56	Ошейник	36	28
Внешние бордюры маховых III, IV, V (редко — VI)	169	34	Шапочка	34	20
Нижние кроющие крыла и подмышечные	103	22	Щеки	30	3
Голень	72	21	Брюшко	27	10
Середина брюшка	45	21	Подхвостье	20	1
Горло, шея	12	7	Бордюры рулевых	12	13

* Из: Панов, 1973 б.

самец белошапочной овсянки успешно размножался в паре с самкой типа обыкновенной овсянки (Панов, 1973б). Таким образом, 74 % пар были, вероятно, конспецифичными, хотя эта цифра может быть завышена из-за возможности фенотипического сходства гибридов с генетически чистыми особями.

3.5.2. Сравнительный анализ поведения белошапочной и обыкновенной овсянок

Эта тема подробно изложена в другой работе (Панов, 1973б), поэтому здесь мы даем лишь краткое резюме полученных результатов.

3.5.2А. Общая схема социального и коммуникативного поведения обыкновенной и белошапочной овсянок

Оба вида в гнездовой сезон территориальны, однако границы территорий выражены нечетко и охраняются самцами нерегулярно. Немногочисленные конфликты между самцами возникают обычно в случае залета одного из них на участок другого. Во время таких столкновений оба их участника пытаются нападать друг на друга в воздухе, после чего следуют беспорядочные погони через несколько соседних территорий и за их пределами. Конфликты между самками возникают еще реже.

В местах с высокой численностью одного или обоих видов размеры территорий невелики, а гнезда подчас располагаются на небольшом расстоянии друг от друга (иногда в 15 м). Отсутствие строгой внутривидовой территориальности, естественно, влечет за собой и относительную неразвитость территориальности межвидовой. Вместе с тем антагонизм наблюдается как между конспецифическими особями, так и между особями разных видов. В последнем случае он может отсутствовать между холостыми самцами, недавно занявшими территории (Панов, 1973б, с. 290), но усиливается после прилета самок — в ряде случаев, на почве конкуренции самцов из-за половых партнеров.

Поведение при образовании пар не подчиняется какой-либо жесткой схеме. Самец время от времени сближается с самкой планирующим замедленным полетом, подбирает с земли травинки или мелкие веточки и, удерживая такой предмет в клюве, беспорядочно движется неподалеку

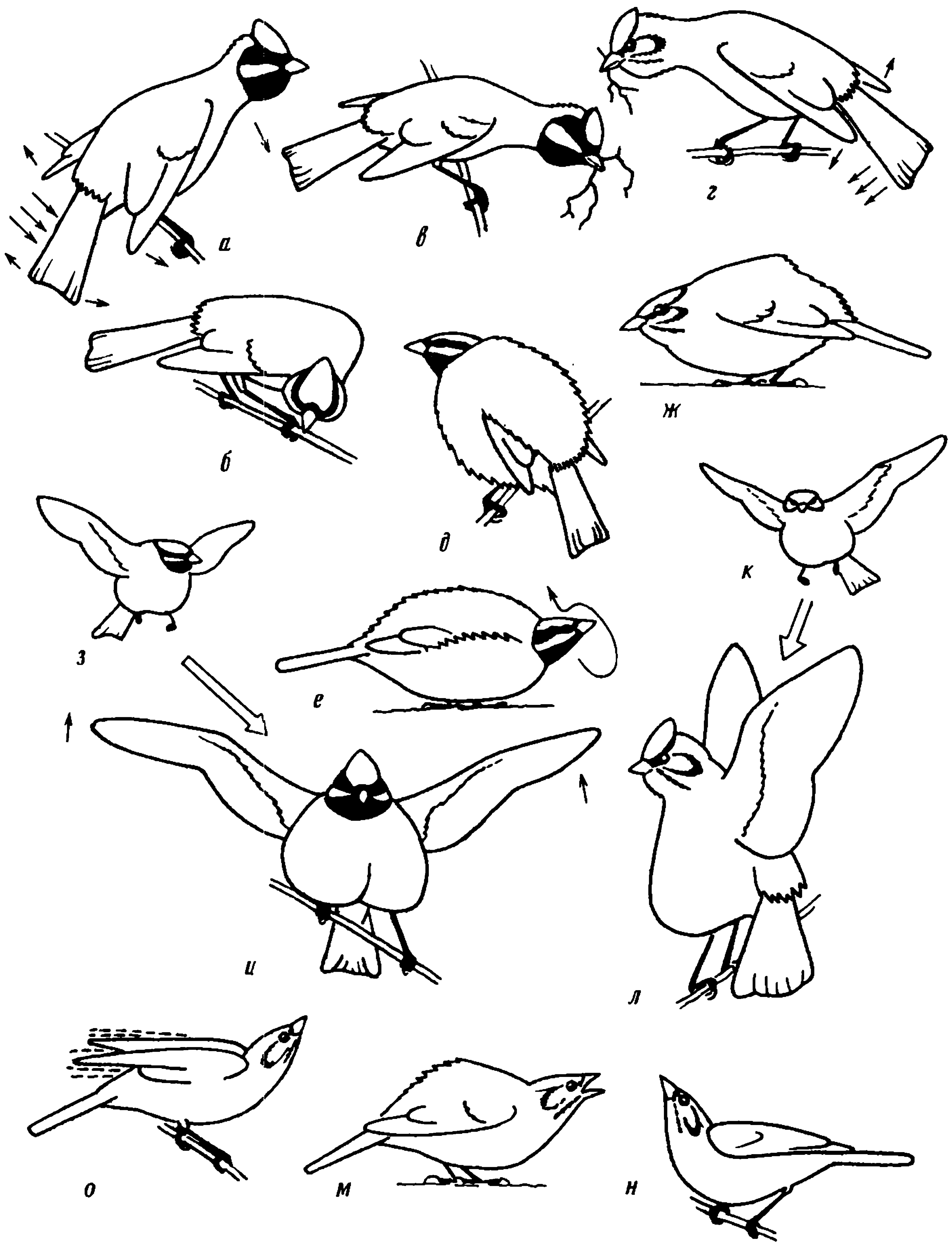


Рис. 80. Элементы демонстративного поведения E. leucocephalos (первый и второй вертикальные ряды слева) и E. citrinella (правый вертикальный ряд)

Из репертуара второго вида приведены гомологи лишь некоторых демонстраций белошапочной овсянки. *а—г* — позы самцов в момент формирования пар (*б* — смещенная чистка клюва; *в, г* — ритуальное взятие строительного материала); *д* — поза в преддверии копуляции; *е—л* — демонстрации самцов в присутствии самки на стадии консолидации пары; *м, н* — элементы агонистического поведения самок, адресованного своему партнеру или другим самкам; *о* — вариант предсовокупительного поведения самок. Из: Панов, 1973б

от самки в характерной позе (рис. 80,*а-г*). Самка как в момент первой встречи с самцом, так и в дальнейшем нередко демонстрирует умеренную агрессивность по отношению к самцу.

В последующие периоды, вплоть до начала насиживания, самец и самка держатся обычно независимо друг от друга. Иногда по инициативе самца между партнерами происходят взаимодействия того же типа, что и в момент формирования пары. В период, непосредственно предшествующий копуляции, самка подолгу летает вслед за самцом, стараясь оставаться в сфере его видимости.

Готовая к копуляции самка время от времени трепещет крыльями (рис. 80,*о*), а самец летит издалека и делает садку без каких-либо специальных приготовлений. У обоих видов кладку насиживает только самка.

В целом мы не обнаружили никаких явных различий в особенностях территориальных и сексуальных взаимодействий у рассматриваемых видов, которые в этом отношении мало чем отличаются от прочих видов овсянок (см.: Панов, 1973а, с. 273—276; наши данные по Emberiza stewarti, E. cia, E. buchanani, E. bruniceps и E. melanocephala).

3.5.2Б. Сигнальное поведение обыкновенной и белошапочной овсянок

Моторные и вегетативные компоненты визуальной сигнализации обнаруживают у этих видов полную гомологию и черты глубокого сходства. Позы, принимаемые особями обоих полов в разных типах взаимодействий, могут быть выстроены в континуум, отдельные звенья которого строятся на более или менее свободной комбинаторике нескольких исходных элементов (рис. 81). Например, позу самца в момент образования пары (рис. 79, *а-в*) можно описать как комбинацию 1 + 4а + 5б + 6а + 7 + + 8 + 9 + «ритуальное взятие строительного материала», а позу самца перед копуляцией (рис. 79,*д*) как 4б + 5а + 6а (иногда 8).

Единственное различие в видовой специфике перечисленных элементов касается степени приподнимания самцов расправленных крыльев (элемент 6в) и соответственно характера поз, изображенных на рис. 79,*и,л*). Последние наблюдаются у самцов при некоторых высокоинтенсивных взаимодействиях с самкой в момент образования пары и на последующем этапе ее консолидации (Панов, 1973б, с. 284—286).

Подобно демонстративным позам, весьма сходны и основные моторные реакции более высоких уровней интеграции, в частности, замедленный планирующий полет самца в сторону самки (наблюдаемый при образовании пар, перед копуляцией и в других типах взаимодействий половых партнеров).

В целом в сфере оптической сигнализации наиболее существенные и устойчивые межвидовые различия могут в данном случае базироваться в основном на глубоком несходстве в окраске самцов и несколько менее выраженном — у самок.

Что касается вокальной сигнализации, то здесь мы обнаруживаем не только вполне определенные межвидовые различия в структуре гомологичных сигналов обыкновенной и белошапочной овсянок, но и некоторые признаки утраты гомологии. Помимо 6 типов позывок, присутствующих в лексиконе обоих видов, еще две свойственны только обыкновенной овсянке.

1. Циканье (рис. 82, *а-в*). Наиболее обычный повседневный сигнал импульсной природы, сопровождающий полет, посадку, возрастание

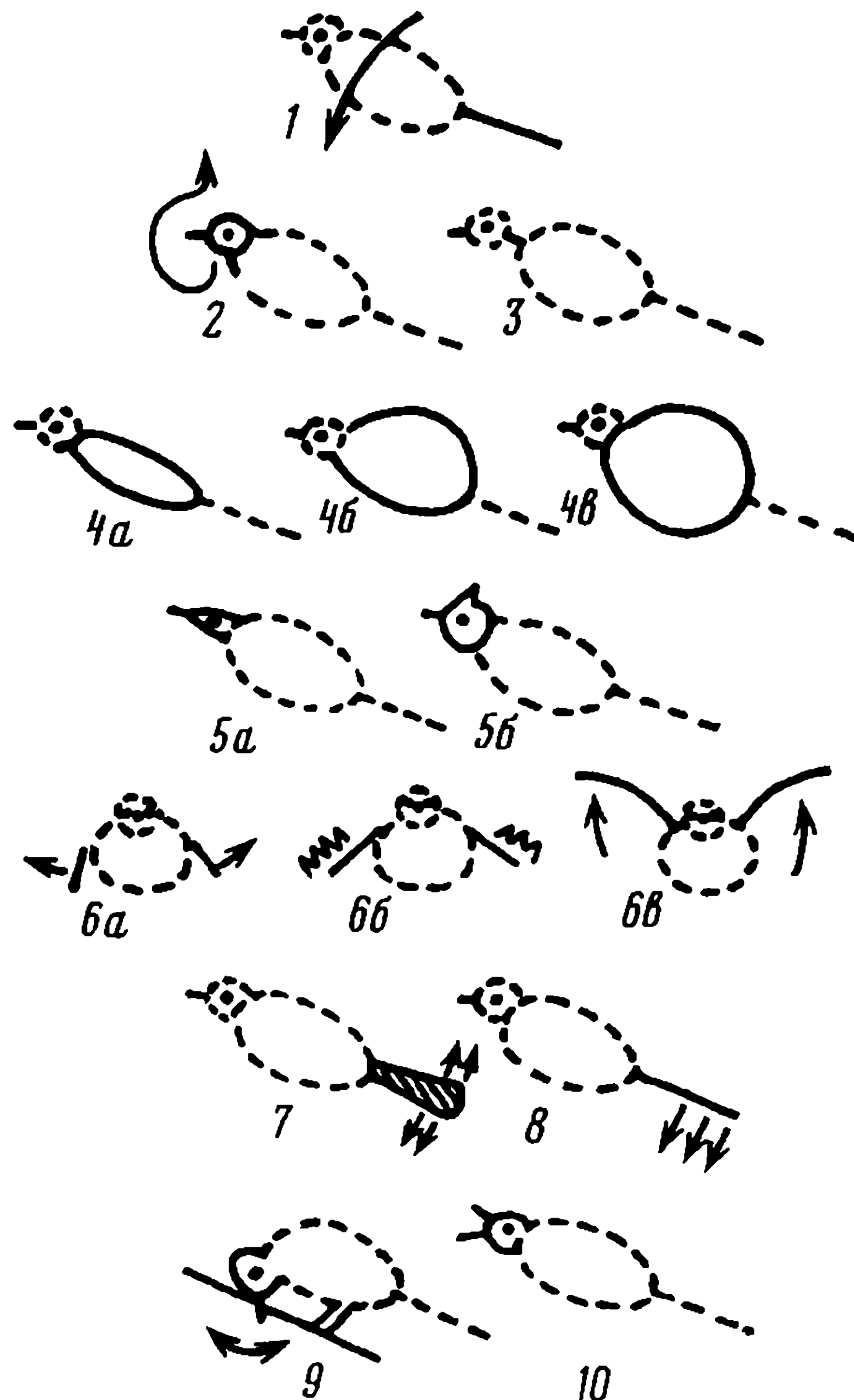
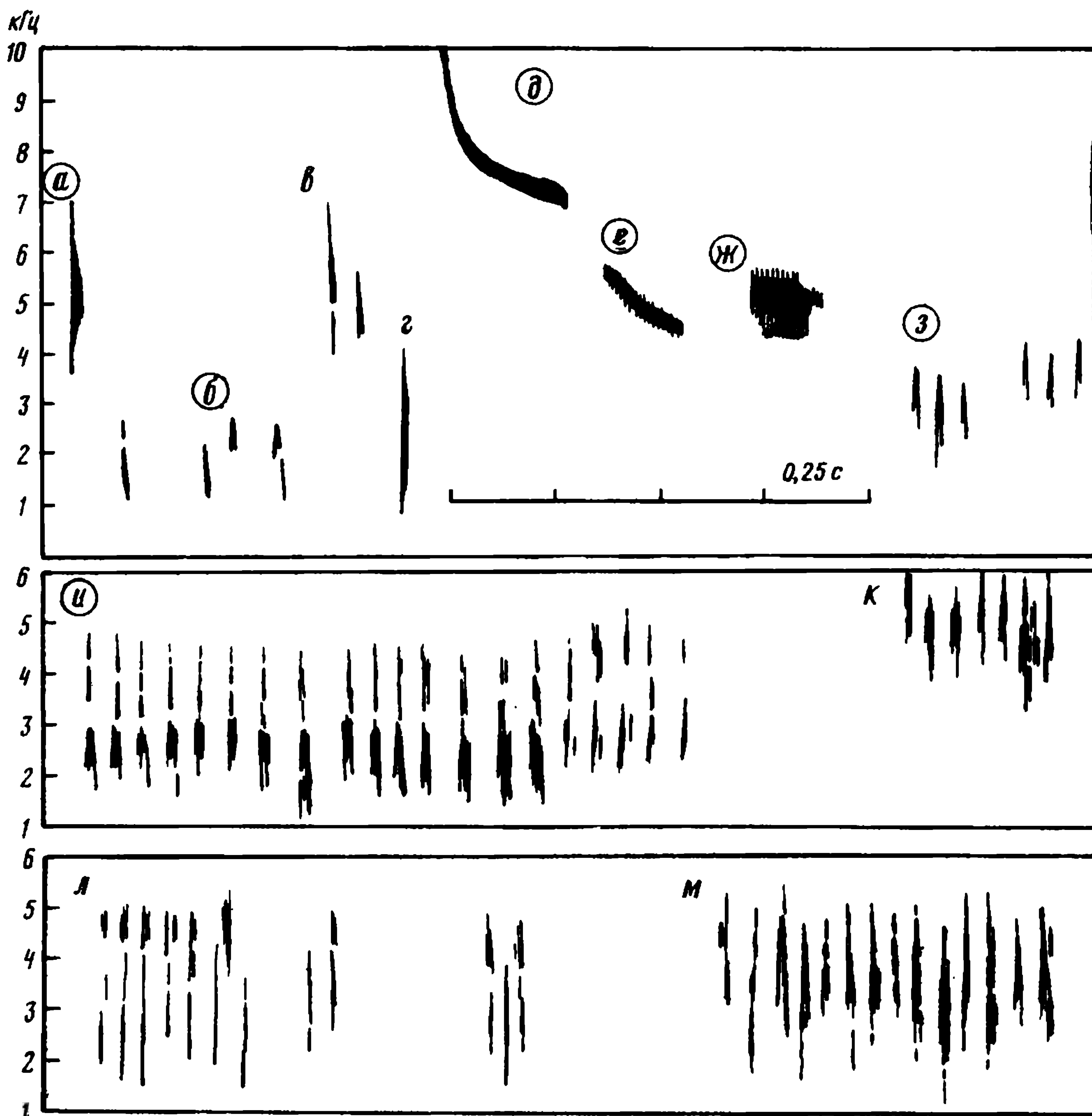


Рис. 81. Исходные структурные единицы для описания оптической сигнализации у овсянок рода Emberiza

Сплошными линиями показаны только те компоненты поз или движений, которым соответствуют цифровые и буквенные обозначения. Компоненты, показанные пунктиром, могут принимать при этом самые различные состояния. *1* — поклон, *9* — чистка клюва о субстрат

Рис. 82. Некоторые типы позывок Emberiza leucocephalos (буквы в кружках) и Emberiza citrinella

а — циканье белошапочной овсянки, звонкий вариант; *б* — то же, глухой вариант; *в* — циканье обыкновенной овсянки, звонкий вариант; *г* — чмоканье обыкновенной овсянки; *д* — протяжный свист белошапочной овсянки; *е*, *ж* — хриплый свист белошапочной и обыкновенной овсянок; *з* — звонкая трель белошапочной овсянки; *и* — верещание белошапочной овсянки; *к*—*м* — звонкая трель, верещание и длинная трель обыкновенной овсянки



общего уровня активации и т. д. Частотные характеристики подвержены широкой изменчивости у обоих видов (1,6—6,4 кГц).

2. Звонкая трель (рис. 83,*з,к*). Пачка импульсных, относительно широкополосных сигналов. Иногда наблюдается изменение частотных характеристик от импульса к импульсу внутри одной серии. Количество импульсов в серии — от 2 до 10 (ср. 4.2) у обыкновенной овсянки и от 2 до 6 (ср. 2.9) у белошапочной. Серии удлиняются при возрастании общего уровня активации. Сигнал используется как самцами, так и самками во всех основных типах социальных взаимодействий.

3. Скрипучая трель (верещание — рис. 82,*и, л*). Сигнал по конструкции сходен с предыдущим, но полоса используемых частот значительно шире. Число импульсов в серии может достигать 26 у обыкновенной овсянки и колеблется в широких пределах (5—20, в среднем 8.8) у белошапочной. Основная функция этого сигнала — поддержание индивидуальной дистанции и (или) угроза.

4. Тихий многократный писк. Отмечен у самцов белошапочной овсянки в преддверии копуляции. Вероятно, присутствует и в лексиконе второго вида.

5. Протяжный свист (рис. 82,*д*). Тоновый высокочастотный сигнал. Присутствует в лексиконе обоих видов, но чаще используется самцами и самками обыкновенной овсянки при тревоге у гнезда или при выводке.

6. Короткий хриплый свист (рис. 82,*е,ж*). Наравне с сигналом 1 используется самцами и самками белошапочной овсянки в качестве повседневной позывки, а также при тревоге около гнезда.

7. Чмоканье (рис. 82,*г*). Широкополосный импульсный сигнал с концентрацией энергии в области 2—3 кГц. Как и сигнал 8, описан только у обыкновенной овсянки.

8. Длинная трель (рис. 82,*м*). Серия, состоящая из 10—15 широкополосных посылок. Издается самцами обыкновенной овсянки при высоком уровне активации (обычно в сочетании с сигналом 7) и ассоциируется со смещенной чисткой оперения. Нередко предшествует нападению на другую особь (см.: Панов, 1973б, с. 279).

Переходя от сопоставления позывок к сравнительному анализу песен обыкновенной и белошапочной овсянок, мы и здесь обнаруживаем ряд достаточно отчетливых межвидовых различий. В первую очередь это касается способов организации песенных рядов. В аллопатрических участках ареала первого вида песня отличается относительным постоянством в пределах микропопуляции, формирующей собственный диалект (Kaiser, 1965, 1983; Kaiser, Schwerin, 1965; Wallschläger, 1983), и весьма стереотипна у каждого данного самца. У белошапочной овсянки индивидуальный репертуар самца слагается из 3—4 достаточно различных вариантов песен (рис. 83,*е,ж*; см. также: Löhrl, 1967). В момент пения эти варианты регулярно чередуются: воспроизведя 10—15 песен одного типа, самец переходит к исполнению другого варианта, и т. д. Среди весьма разнообразных вариантов песен этого вида есть такие, которые построены из тоновых элементов (сильно напоминая по звучанию типичную песню обыкновенной овсянки; Юдин, 1952; Löhrl, 1967; Воробьев, 1963; Панов, 1973б), и совершенно иные, с широкой полосой спектра и с грубым звучанием. При одинаковой средней длине песен этих видов песни белошапочной овсянки обычно включают в себя меньшее число посылок, поскольку и сами эти посылки, и паузы между ними заметно длиннее, чем у обыкновенной (сравни рис. 83,*а,б*; см. также: Wallschläger, 1983).

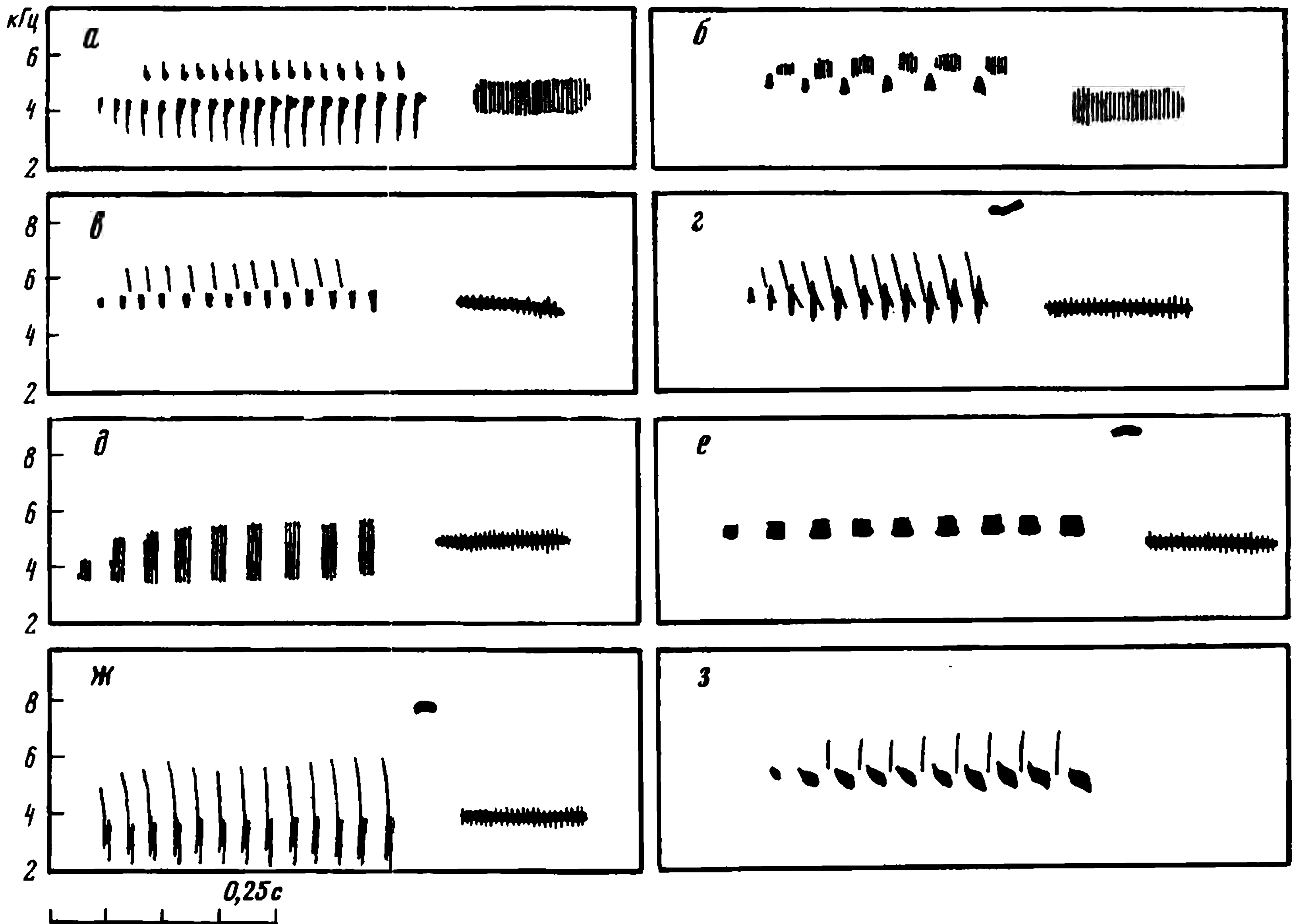


Рис. 83. Песни обыкновенной и белошапочной овсянок из аллопатрических участков их ареалов (*а, б*) и из зоны симпатрии (*в—з*)

а — песня E. citrinella (западная Европа); *б* — песня E. leucocephalos (Забайкалье); *в, д* — песни самца с фенотипом citrinella (окрестности Новосибирска; вариант в позиции «*д*» сходен с типичной песней белошапочной овсянки); *г, е* — песни самца с фенотипом leucocephalos (западные предгорья Алтая; вариант в позиции «*г*» сходен с типичной песней обыкновенной овсянки); *ж, з* — песни самца с фенотипом гибрида (Колыванский хребет; вариант в позиции «*ж*» — как у обыкновенной овсянки, в позиции «*з*» песня имеет промежуточный характер между типичными напевами двух видов). Сонограмма «*б*» — по записи Б. Н. Вепринцева

Как видно из рис. 83,*в-е*, в центре зоны симпатрии (окрестности Новосибирска) самцы с фенотипами и того и другого вида могут исполнять песни, характерные для обоих видов. Это делает довольно неблагодарной задачу сопоставления средних для сплошных выборок по тому и другому виду из районов их совместного обитания. Впрочем, даже на таких анонимных выборках здесь еще сохраняются некоторые различия в структурной организации песенных конструкций. В частности, паузы между отдельными посылками в песнях самцов с фенотипом обыкновенной овсянки оказываются более длительными, а число посылок — достоверно меньшим ($t=11{,}41$, $P<0{,}001$), чем у самцов с фенотипом белошапочной овсянки (Панов, 1973б, с. 280—282).

В итоге мы приходим к выводу, что в зоне симпатрии происходит явное нивелирование первоначальных различий в песнях обыкновенной и белошапочной овсянок. Самцы обоих видов имеют в своих репертуарах варианты, исходно свойственные как тому, так и другому виду. То же самое справедливо и в отношении самцов с гибридными фенотипами, у которых, кроме того, наблюдается соединение в пределах одной ноты типичных признаков песни E. citrinella (тоновый элемент) и E. leucocephalos (шумовой элемент) (рис. 83,*з*).

3.5.3. Резюме: обзор возможных факторов репродуктивной изоляции и причин их неполной эффективности

3.5.3А. Экологические факторы

Хотя рассматриваемые виды первично отчасти различаются по своим биотопическим предпочтениям (обыкновенная овсянка — вид более мезофильный и более тяготеющий к открытым пространствам), эти различия едва ли могут обеспечить эффективную биотопическую сегрегацию. Во многих типах местообитаний оба вида обитают бок о бок, хотя в разных регионах степень симбиотопии может быть различной.

В районе наших исследований в окрестностях Новосибирска обыкновенная и белошапочная овсянки занимают одни и те же стации антропогенного характера, и здесь какие-либо видоспецифические предпочтения, по-видимому, вообще отсутствуют. Местный ландшафт характеризуется чередованием полей с более или менее нарушенными человеком массивами смешанного леса. Среди возделываемых участков местами произрастают березовые колки. Наибольшая концентрация птиц имела место по пологому склону южной экспозиции между обширной пашней и приречными кустами речки Зырянки. Овсянки (преимущественно белошапочные) гнездились здесь в сильно разреженном березовом лесу без кустарникового яруса, но с хорошо развитой травянистой растительностью, прошлогодние сухие куртины которой представляют собой удобное место для устройства гнезд.

В районах с меньшим влиянием ныне действующих антропогенных факторов каждый вид в той или иной степени сохраняет изначально присущие ему биотопические предпочтения. В Прииртышье, Приобье и на юге Средней Сибири (северное Прибайкалье) обыкновенная овсянка тяготеет к руслам рек, занимая различные типы лугов и опушечные участки разреженных долинных лесов; белошапочная предпочитает суходольные луга, гари и вырубки с лиственным мелколесьем, разреженные сосняки с подлеском и т. д. (Реймерс, 1966; Равкин, Лукьянова, 1976). В окрестностях Красноярска первый вид гнездится в основном в лесостепи, а второй — по окраинам тайги предгорий (Юдин, 1952). Вместе с тем гнездовые биотопы этих овсянок не только соприкасаются, но нередко и широко перекрываются. В некоторых типах местообитаний оба вида удерживают почти одинаковую (иногда сравнительно низкую, иногда — весьма высокую) численность (Панов, 1973б, с. 272—273).

Определенную роль в качестве фактора сегрегации этих видов могут играть довольно заметные различия в их сезонной ритмике. Почти по всей южной половине Сибири (за исключением бассейна р. Лены) обыкновенная овсянка встречается на зимовках — хотя неизвестно, зимуют ли здесь пришельцы из более северных популяций или же местные птицы. В последнем случае наиболее ранние пары могут формироваться уже в марте, одновременно с началом массового весеннего пролета этого вида.

Прилет первых самцов белошапочной овсянки приурочен к первой декаде апреля (лишь единичные особи попадаются в последней декаде марта), а валовый пролет самцов и начало прилета самок — ко второй

декаде апреля (материалы Зоомузея МГУ [30]; Панов, 1973б). В частности, в окрестностях Новосибирска в 1968 г. 11 апреля обыкновенные овсянки уже были в парах, тогда как самцы белошапочных овсянок, занявшие индивидуальные участки, оставались пока холостыми (самок этого вида мы не встречали до 14 апреля). Вместе с тем в раннюю весну 1967 г. большинство самцов белошапочной овсянки приобрели самок к 15 апреля, а некоторые пары приступили к гнездостроению не позже 20 апреля, что привело к полному совпадению сроков гнездования обоих видов. Таким образом, степень «сезонной изоляции» варьирует из года в год в зависимости от погодных условий.

В других точках зоны симпатрии картина может отличаться от только что описанной в деталях, но не меняется в принципе. Например, в северном Прибайкалье частично зимующим и более рано прилетающим на места гнездования видом является не обыкновенная, а белошапочная овсянка. Однако, судя по отрывочным данным, сроки весеннего прилета обоих видов и здесь широко перекрываются (Реймерс, 1966).

В целом экологические факторы могут в какой-то степени снижать вероятность контактов между готовыми к размножению особями разных видов, но едва ли служат достаточно надежными барьерами репродуктивной изоляции.

3.5.3Б. Этологические факторы

При обсуждении механизмов этологической изоляции и степени ее эффективности полезно дифференцировать два класса событий. К первому относятся ситуации взаимодействий между генетически чистыми половыми партнерами разных видов. Эти межвидовые скрещивания мы обозначим в качестве «начальной гибридизации». Вторая категория — это всевозможные возвратные скрещивания между гибридами разных поколений.

Начальная гибридизация. Относительная редкость смешанных пар E. citrinella×E. leucocephalos в большинстве регионов внутри зоны их симпатрии при отсутствии надежных экологических барьеров делает вполне правдоподобным предположение, что начальная гибридизация сдерживается в основном за счет способности генетически чистых особей адекватно опознавать конспецифических партнеров. Ориентировочная оценка эффективности этих этологических барьеров дает величину порядка 97—98 %, т. е. неадекватный выбор полового партнера (относящегося к другому виду) в обычных условиях возможен в двух-трех случаях из 100 (Панов, 1973б).

Очевидно, адекватное распознавание конспецифических половых партнеров основывается не на какой-либо одной системе признаков определенной модальности, а на всем их комплексе, включая резкие различия в окраске самцов и в структуре их позывок. Как следует из сказанного выше, песня в этом смысле не должна играть какой-либо превалирующей роли, тем более что она у обоих видов подвергается наиболее быстрой модификации (в сторону уменьшения первоначальных отличий от песни другого вида), вероятно, за счет возможности обоюдного межвидового имитативного обучения самцов.

[30] Наиболее ранние весенние экземпляры самцов: 2.IV — Омск, 6.IV — Томск (массовый прилет — 13—18.IV), 19.III и 6.IV — Усть-Каменогорск. В более северных районах: 16.IV — Ханты-Мансийский авт. округ, 18.IV — Якутия (Воробьев, 1963).

Обратные скрещивания и скрещивания между гибридами. Поскольку особи гибридного происхождения способны участвовать в репродукции наравне с генетически чистыми особями (см. 3.5.3В), доля в смешанной популяции пар, включающих в себя по крайней мере одного партнера со смешанной наследственностью, может оказаться достаточно высокой.

Наши данные показывают, что фенотипические гибриды (сочетающие в своей окраске признаки обоих видов) обладают и смешанным репертуаром акустических сигналов (см.: Панов, 1973б, с. 289), что может способствовать их успеху в приобретении половых партнеров из числа особей обоих видов. Мы полагаем, что их собственные предпочтения обусловлены механизмами импринтинга. Например, самка с фенотипом «leucocephalos» выбирает в качестве полового партнера самца с фенотипом «citrinella» в том случае, если ее отец был обыкновенной овсянкой или потомком от многократных обратных скрещиваний на обыкновенную овсянку.

Важно заметить, что даже те немногие пары, которые на первый взгляд состоят из чистых особей разных видов, могут в действительности включать по крайней мере одного партнера гибридного происхождения. Нам известно два таких случая: 1) самец — фенотипически чистый leucocephalos, самка — фенотипически чистая citrinella, но с элементами вокализации leucocephalos; 2) самец фенотипически чистый citrinella, самка в целом окрашена как типичная leucocephalos, но со слабой примесью желтизны в оперении головы и брюшка.

Гибридные особи с явным преобладанием признаков одного вида подчас формируют пары с партнерами чуждого фенотипа даже в том случае, если в сфере досягаемости присутствуют холостые особи «своего» типа окраски (Панов, 1973б, с. 289). Впрочем, такие пары могут оказаться непостоянными. Мы наблюдали распад временной пары (самец «citrinella» с элементами вокализации белошапочной овсянки, самка — типичная leucocephalos), причем вслед за этим самка, по всей видимости, присоединилась к соседнему самцу типа «leucocephalos» (гибридный фенотип с окраской горла, как на рис. 77, *5*).

Все сказанное свидетельствует, что особи гибридного происхождения оказываются основными агентами, осуществляющими миграцию чуждых генов в популяции обоих видов овсянок. За счет разрушения видоспецифических схем опознавания возможно полное локальное разрушение изолирующих барьеров, что мы и видим в смешанной популяции предгорий Колыванского хребта (окрестности г. Змеиногорска, см. табл. 15, регион 5).

3.5.3В. Генетические факторы

Мы исследовали хромосомные наборы обыкновенной и белошапочной овсянок (по одному самцу и по одной самке каждого вида; Раджабли и др., 1970). Морфологически кариотипы идентичны. Половые хромосомы у обоих видов представлены гомологичными элементами.

Плодовитость пары, состоявшей из генетически чистой самки обыкновенной овсянки и типичного самца белошапочной, показана экспериментально (Löhrl, 1967). В кладке наблюдавшейся нами смешанной пары (самец E. leucocephalos×самка E. citrinella) было нормальное число яиц (5), не выходивших по размерам за пределы изменчивости яиц обоих видов. Птенцы вылупились из всех яиц в нормальные сроки, на 12-й день (Панов, 1973б). У другой пары (самец типичный citrinella, самка E. leucocephalos с признаками гибридного происхождения) 10.VI 1986 г. были

слетки. Гонады всех четырех самцов с гибридными фенотипами, добытых 5.VI 1971 г. в окрестностях г. Змеиногорска, были сильно увеличены (10 × 6 — 12 × 9 мм).

Таким образом, нет никаких оснований сомневаться в нормальной плодовитости и жизнеспособности гибридов. Довольно многочисленные находки их за пределами оны симпатрии (см. рис. 76) указывают на возможность миграции чуждых генов за пределы этой зоны. В результате влияние гибридизации с белошапочной овсянкой на фенотипические признаки обыкновенной овсянки прослеживается не только в непосредственной близости от зоны симпатрии (например, в Зауралье), но и гораздо далее к западу (Панов, 1973б).

* * *

В заключение хотелось бы привести некоторые чисто гипотетические соображения об истории становления и взаимоотношениях рассмотренных здесь видов овсянок.

В орнитологической литературе явно или неявно бытует мысль, что пространственная изоляция между ними в прошлом (до момента их вторичного контакта) явилась автоматическим следствием разрыва дотоле единого ареала в результате процессов оледенения в Сибири и связанных с ними изменений ландшафтов. По окончании ледникового периода эти формы, не достигнув за время пространственной изоляции уровня «полноценных видов», начали расселяться навстречу друг другу, вступая в ограниченную гибридизацию (Дементьев, 1940; Майр, 1947; Мальцев, 1941). С этой точки зрения обыкновенная и белошапочная овсянки являются как бы «сестринскими» формами, возникшими за счет простого расщепления единого предкового вида. В этом смысле их, по-видимому, рассматривает и Л. С. Степанян (1983), включая данную пару форм в категорию «ex-conspecies» (былой единый вид).

Возникает вопрос, какие же именно природные изменения в плейстоцене могли привести к разрыву ареала упомянутого (гипотетического) предкового вида? Едва ли это событие было приурочено к периодам оледенения, поскольку даже во время максимального развития ледников в Сибири (самаровская эпоха) здесь в широтном направлении тянулась обширная полоса перигляциальной лесостепи (Боярская, 1965), которая, как можно думать, была пригодна для существования овсянок. Ясно и то, что экологическим пессимумом для них является сплошной лес. За последние 100 тыс. лет повсеместное развитие лесных ландшафтов в Сибири имело место по крайней мере дважды: в мгинскую межледниковую эпоху, наступившую около 75 тыс. лет до современности, и в голоцене, начиная примерно с 6 тыс. лет тому назад.

В последний из этих отрезков времени белошапочная овсянка имела уже, очевидно, свой собственный облик, о чем свидетельствует ее обитание на Сахалине (этот остров был последний раз соединен с сушей около 10 тыс. лет тому назад; Назаренко, 1979). Следовательно, если придерживаться вышеизложенной традиционной схемы дивергенции обыкновенной и белошапочной овсянок, то пространственная изоляция между ними могла установиться не позднее 70—60 тыс. лет тому назад.

В последующий контакт они вошли, вероятно, сравнительно недавно, с началом интенсивного освоения человеком речных долин сибирских рек (т. е. буквально в последние 2—3 тысячелетия). Важным фактором изменения природы в это время стали лесные пожары (см. 3.5.3А).

«Человек, — пишет Н. Ф. Реймерс (1966), — дал возможность белошапочной овсянке, типичному лесостепному виду, проникнуть далеко в глубь таежной полосы. Изначальный ареал птицы в Средней Сибири, видимо, обнимал Лено-Якутские лесостепи». Таким образом, принимая схему «однократного расщепления предкового вида», можно ориентировочно оценить период пространственной изоляции в 60 тыс. лет.

Однако не исключена вероятность иного хода событий. Можно думать, что белошапочная и обыкновенная овсянки не являются «родными сестрами», а пришли в современную зону контакта с разных концов Евразии. В этом случае белошапочная овсянка могла оформиться как вид в лесостепных ландшафтах северо-востока Центральной Азии. В пользу этого предположения свидетельствует существование в Наньшане хорошо дифференцированной изолированной формы E. l. fronto (очевидно, этот изолят древнее островной популяции Сахалина). Возможность вселения центральноазиатских птиц в Восточную Сибирь в начале голоцена и их последующей экспансии на запад (до бассейна р. Оби) недавно убедительно показала А. А. Назаренко (1979).

На наш взгляд, уровень морфологических, этологических и экологических различий между обыкновенной и белошапочной овсянками больше удовлетворяет гипотезе центральноазиатского происхождения белошапочной овсянки, чем гипотезе однократного расщепления предкового вида. Поэтому мы не можем присоединиться к точке зрения Л. С. Степаняна (1983) и признать эти два вида как типичный пример ситуации ex-conspecies.

Интенсивный и все ускоряющийся процесс разрушения лесных ландшафтов Сибири в конце голоцена способствовал быстрому встречному продвижению этих видов, которое, вероятно, продолжается и сегодня (см., например: Ильичев, Фомин, 1979). Почти полное сведение лесов и формирование антропогенных ландшафтов типа лесостепи на юге Западной Сибири полностью устранило частичную аллобиотопию, еще имеющую место в менее освоенных человеком регионах Средней Сибири (Юдин, 1952; Реймерс, 1966).

В некоторых районах Алтайского края этот процесс закончился локальными эпизодами интрогрессивной гибридизации, что мы и видим в предгорьях Колыванского хребта. Важно, что указанный регион находится на общей южной границе ареалов обоих видов (см. рис. 76). Здесь наиболее вероятны непредсказуемые флуктуации их численности. Временное ее снижение у одного или обоих видов может стимулировать вспышку начальной гибридизации, а проистекающее их этого насыщение смешанной популяции полностью плодовитыми гибридами $F_1 \ldots F_n$ должно неизбежно привести к прогрессирующему разрушению этологических изолирующих барьеров.

3.6. Черногрудый воробей Passer hispaniolensis (Temminck, 1820) — домовый воробей P. domesticus (Linnaeus, 1758) — индийский воробей P. indicus (Jardine et Selby, 1831)

В этом разделе мы остановимся на ставшем уже классическим случае полного локального разрушения видовых границ — при сохранении вполне эффективной репродуктивной изоляции в прочих, весьма обширных зонах перекрывания ареалов тех же самых видов. От предыдущего этот пример

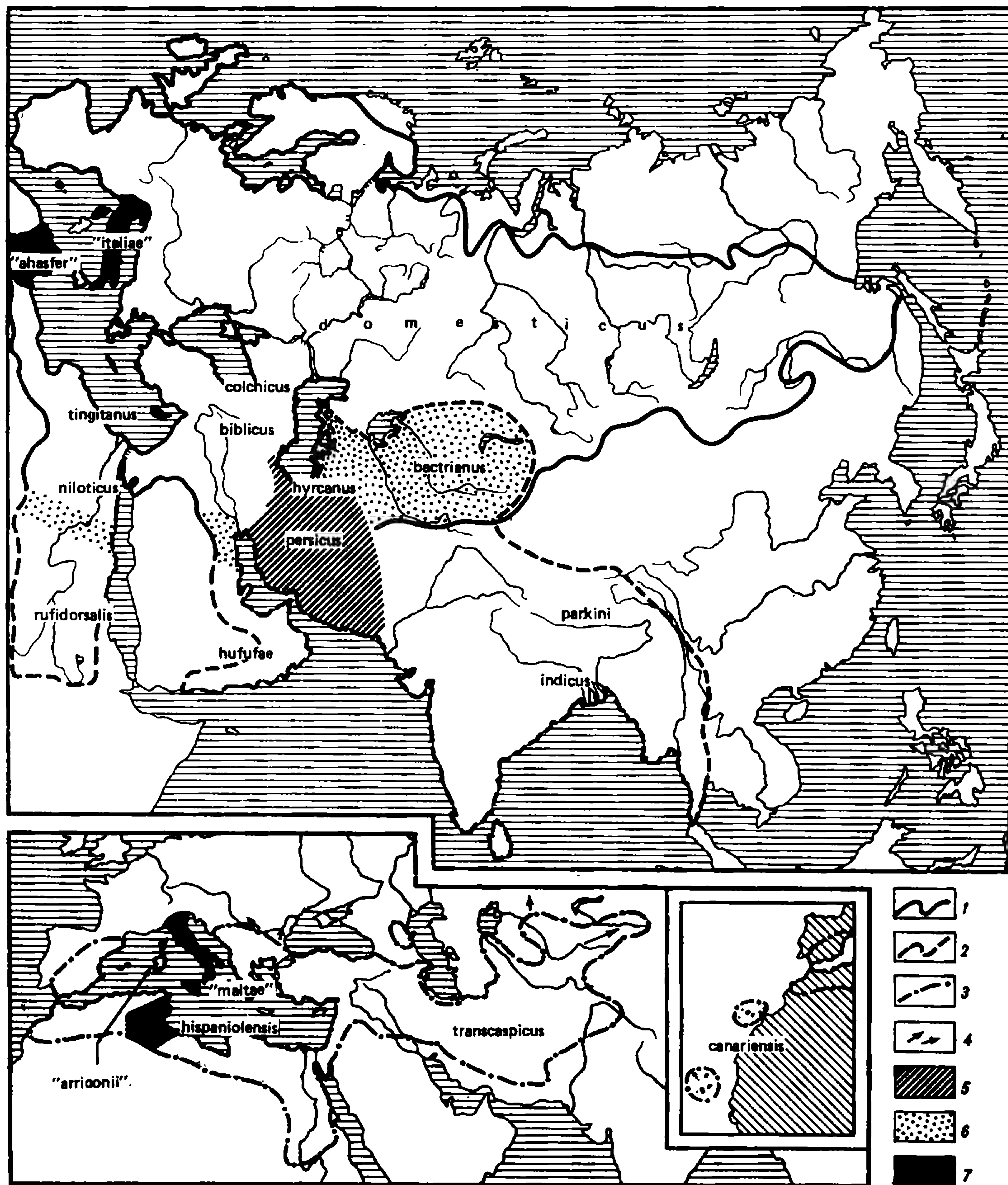


Рис. 84. Ареалы домового, индийского и черногрудого воробьев

1 — граница ареала домового воробья; *2* — то же, индийского; *3* — то же, черногрудого; *4* — направления, в которых происходит расширение ареала черногрудого воробья; *5* — ареалы подвидов, относимых одними авторами к домовому, а другими — к индийскому воробью (см., например: Vaurie, 1959); *6* — зоны перекрывания ареалов домового и индийского воробьев; *7* — популяции гибридогенного происхождения (Passer domesticus × P. hispaniolensis). В кавычках — таксономические имена, присвоенные некоторым из таких популяций

отличается, во-первых, тем, что рассматриваемые виды, будучи колониальными и размножаясь в составе смешанных колоний, весьма тесно контактируют друг с другом в период гнездования; во-вторых, в данном случае имеет место локальная панмиксия, приведшая в ряде регионов к становлению гибридогенных популяций, которые зачастую рассматриваются уже в качестве самостоятельных таксономических единиц.

Речь идет о взаимоотношениях черногрудого воробья с двумя группами популяций, которые одними авторами рассматриваются в качестве самостоятельных видов Passer domesticus и P. indicus, тогда как другие считают возможным говорить лишь о двух «группах подвидов» в пределах единого вида P. domesticus (подробнее см.: Степанян, 1983, с. 70—76; рис. 84). Оставив пока в стороне эту альтернативу, подчеркнем лишь, что интрогрессивная гибридизация имеет место в некоторых районах зоны симпатрии черногрудого воробья с первой группой популяций и отсутствует в зонах его контакта со второй.

Возвращаясь к вопросу о таксономическом статусе домового и индийского воробьев, мы присоединяемся к точке зрения тех многих исследователей, которые полагают, что эти группы популяций по степени дивергенции не выходят за рамки подвидового уровня. В рамках морфологической концепции вида (которой, как мы видели, принадлежало решающее слово во всех ранее рассмотренных нами случаях подобного рода — см. 3.2 — 3.5) домовый и индийский воробьи едва ли заслуживают статуса «полных» видов и были бы более адекватно охарактеризованы как две «группы подвидов» — domesticus и indicus в составе единого вида P. domesticus.

Однако в рамках биологической концепции они формально могут получить статус «хороших видов» — в силу существования обширной зоны симпатрии (рис. 84), где гибридизация, как принято думать (Gavrilov, 1965; Гаврилов, Корелов, 1968; Степанян, 1983), весьма ограниченна[31]. Принимая во внимание эвристическую полезность дифференцированного подхода к членам крупных политипических видов, мы в дальнейшем будем рассматривать группу подвидов indicus под бинарным названием P. indicus. Необходимо заметить, однако, что P. domesticus и «P. indicus» никоим образом не являются видами-двойниками, как считает Л. С. Степанян (1983, с. 70). Характер их пространственных отношений (парапатрия, краевые перекрывания ареалов) явно указывает на то, что здесь перед нами тривиальный случай географической изменчивости, не вылившейся еще в резкую дифференциацию викариирующих групп популяций.

Черногрудый воробей хорошо дифференцирован от домового, почему обычно не возникает сомнений в его видовой самостоятельности — даже вопреки факту его интрогрессивной гибридизации с домовым воробьем (см., например: Short, 1969a и 3.7).

3.6.1. Фенотипический состав популяций в зонах симпатрии черногрудого воробья с домовым и индийским

В Средиземноморье ареал формы P. h. hispaniolensis практически целиком находится в пределах области распространения P. domesticus. Из рис. 84 и 85 следует, что на большей части этих территорий (например, в Марокко, на Пиренейском полуострове, в Югославии и т. д.) между черногрудым и домовым воробьями поддерживается эффективная репродуктивная изоляция. Из Болгарии известны лишь единичные гибриды, как и из постепенно заселяемой черногрудым воробьем Румынии (Papadopol, 1966; Унджиян, 1968; Baumgart, Stephan, 1974; Königstedt, Robel, 1978).

Вместе с тем весь Апеннинский полуостров (или большая часть его)

[31] Об известной уязвимости этой позиции см. ниже, 3.6.3В и 3.7.

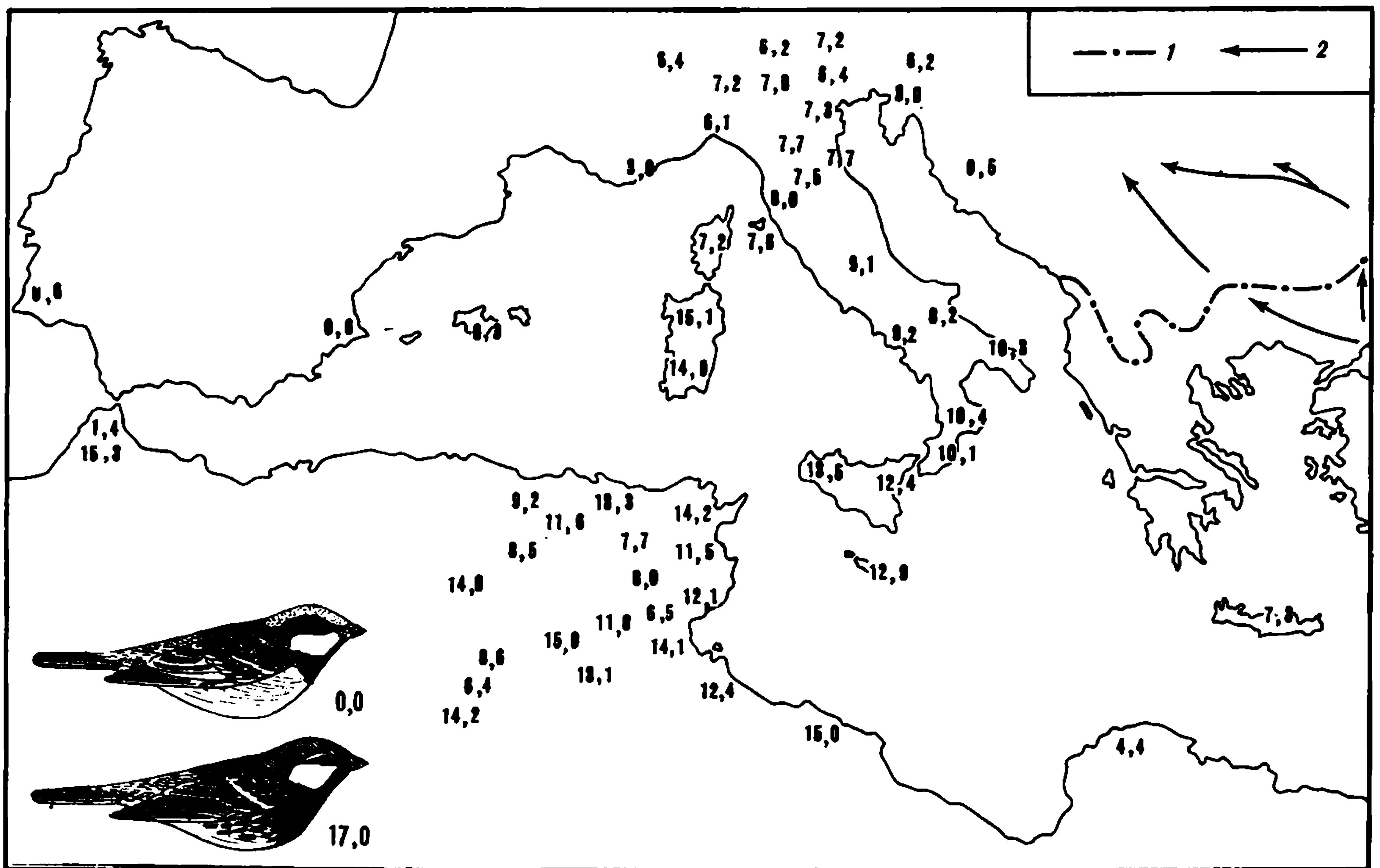


Рис. 85. Зоны контакта и гибридизации домового и черногрудого воробьев в Средиземноморье

Цифры — индексы окрасочных признаков (в идеальном случае 0,0 для Passer domesticus, 17,0 для P. hispaniolensis — см. внизу слева). *1* — северная граница ареала P. hispaniolensis в юго-восточной Европе к 1950 г.; *2* — основные пути расселения этого вида в ареал P. domesticus. Из: Johnston, 1969, с изменениями; Baumgart, Stephan, 1974

к югу от южных склонов Альп, Сицилия и Корсика населены популяциями так называемого итальянского воробья, имеющими гибридогенное происхождение (Meise, 1936; Cheke, 1966; Johnston, 1969), о. Мальта — гибридогенной популяцией «P. hispaniolensis maltae» (Sultana, 1978), оазисы западного Алжира, Туниса и восточной Ливии — гибридогенными популяциями «fluckigeri» (Meise, 1975). В районе Альп «итальянский воробей» вторично гибридизирует с номинативной формой домового, постепенно замещая его (Niethammer, 1958; Klaas, 1967; Schifferli, Schifferli, 1980). По мнению А. Чеке (Cheke, 1966), в южной половине Апеннинского полуострова имеет место клинальный переход от итальянского к черногрудому воробью (несколько иную интерпретацию см.: Johnston, 1969; рис. 85) [32].

Гибридная природа фенотипов «italiae» и «fluckigeri» подтверждена данными скрещиваний домового и черногрудого воробьев в неволе (Macke, 1965; Alonso, 1984). В этих экспериментах показано, что уже в F_1 гибридные самцы могут иметь почти все варианты окраски: как явно промежуточной между таковой родительских видов, так и весьма сходной с окраской того или другого из них. Это согласуется с фактом высокой изменчивости гибридных популяций Средиземноморья (Johnston, 1969) и одновременно заставляет с осторожностью относиться к оценкам размаха гибридизации,

[32] В противовес указанным источникам Б. Штефан (Stephan, 1986) отрицает гибридогенное происхождение P. italiae.

базирующимся только лишь на анализе фенотипического состава популяций.

В зоне симпатрии черногрудого и индийского воробьев ареал формы P. h. transcaspicus налегает на ареалы нескольких подвидов второго вида (см. рис. 84). Интрогрессивная гибридизация в этих регионах, насколько сейчас известно, отсутствует. Конкретные сведения о взаимоотношениях этих видов получены пока лишь из зоны контакта P. h. transcaspicus и P. i. bactrianus. Ввиду того, что вариационные ряды размерных признаков черногрудого и индийского воробьев широко перекрываются, а окраска самок чрезвычайно сходна, гибриды могут быть выявлены лишь среди самцов и только по окрасочным признакам. Доля самцов с промежуточной окраской (сходных по фенотипу с самцами «italiae») в интересующих нас смешанных популяциях ничтожно мала. Так, их оказалось только два (0,016 %) в выборке из 12 649 черногрудых и 169 «домовых» воробьев из Казахстана (Гаврилов, 1962). За два года интенсивной работы по истреблению воробьев в Таджикистане, связанной с осмотром тысяч гнезд и сбором трупов отравленных птиц (их получено не менее 1,5 тыс.), была обнаружена лишь одна смешанная пара (самец P. hispaniolensis×самка P. i. bactrianus) и найден один самец промежуточной окраски (Попов, 1962; Голованова, Попов, 1962). Указания на находки единичных гибридов содержатся в работах Н. А. Зарудного (1910а) и Б. Штефана (Stephan, 1982). Мы за все годы работы в Средней Азии наблюдали самцов предположительно гибридного происхождения лишь дважды, а В. В. Иваницкий, длительное время изучавший смешанные колонии черногрудого и индийского воробьев, не отметил таких особей ни разу.

В итоге мы оказываемся перед чрезвычайно любопытной ситуацией. Две группы форм, по степени дивергенции не выходящие, в общем, за пределы подвидового уровня, лишь ограниченно гибридизируют друг с другом в зонах их вторичного контакта. Вместе с тем одна из них в ряде регионов (но отнюдь не всюду) вступает в межвидовую интрогрессивную гибридизацию с черногрудым воробьем, тогда как другая вполне эффективно изолирована от того же самого вида. Коль скоро в последнем случае какая-либо биотопическая и сезонная изоляция зачастую отсутствуют (Гаврилов, 1962; Панов, Раджабли, 1972; Иваницкий, 1984), основными изолирующими барьерами должны служить барьеры этологические. Это заставляет обратиться к сравнительному анализу поведения интересующих нас форм.

3.6.2. Сравнительный анализ поведения черногрудого, домового и индийского воробьев

3.6.2А. Принципиальная схема социального и коммуникативного поведения

В отличие от всех ранее рассмотренных видов для интересующих нас форм характерны компактные агрегации особей на всех этапах годового цикла. Пребывание в составе таких скоплений оказывается обязательным условием существования перелетных популяций, занимающих северные участки ареалов индийского и черногрудого воробьев; в оседлых популяциях всех трех форм пребывание особей в составе тесных скоплений носит более факультативный и менее регулярный характер. Действительно,

сама потребность миграций приводит к формированию стай, сохраняющихся и на местах зимовок, а с окончанием весенних перелетов как бы перерастающих в компактные гнездовые колонии (Иваницкий, 1984). В противоположность этому в оседлых популяциях нормой являются вре́менные и непостоянные по составу и численности скопления особей на кормежке, ночлеге и т. д. Иными словами, линия поведения каждой особи более индивидуалистична, что находит отражение и в меньшей компактности размещения гнездящихся пар в период размножения (оседлый домовый воробей не является, в строгом смысле слова, колониальным, в отличие от индийского и черногрудого). Следует подчеркнуть, однако, что между двумя обрисованными типами популяционной организации существуют всевозможные промежуточные варианты, мозаично объединяющие в себе признаки обоих крайних типов (см.: Summers-Smith, 1954a; Ильенко, 1976; Delmee, 1981; Jenni, Schaffner, 1984).

В оседлых популяциях формирование пар может иметь место на протяжении всего года (Ильенко, 1976, с. 38; Naik, Mistry, 1978; Sultana, 1978; Матюхин, Иваницкий, 1984). Это связано с тем, что часть особей удерживает за собой постоянные закрытые убежища, которые в случае необходимости могут быть использованы в качестве мест для гнезда. Результатом оказывается значительное нарушение синхронности процессов формирования пар и гнездования.

Для перелетных популяций характерна гораздо более высокая синхронность размножения. Формирование пар возможно лишь после того, как самцы абонируют места, пригодные для устройства гнезд. Относительная единовременность занятия таких «убежищ» внутри формирующейся колонии всеми самцами данной стаи предопределяет и синхронность последующих процессов репродукции в пределах дема.

Чем более синхронно идет процесс заселения колонии, тем более компактно располагаются в ней гнезда — вплоть до появления своеобразных конгломератов соприкасающихся друг с другом построек. В случае асинхронного заселения птицами местообитания возникают весьма разреженные «колонии», сопоставимые по своей пространственной структуре с поселениями в оседлых популяциях домового воробья (Иваницкий, 1984). Таким образом, плотность гнездования не является жестко фиксированным «видовым» признаком, как полагают некоторые авторы (Гаврилов, Корелов, 1968; Степанян, 1983), но может широко варьировать в зависимости от множества привходящих обстоятельств (структура местообитаний; синхронность весеннего прилета, во многом определяемая локальными погодными условиями; численность занимающей колонию стаи и т. д.). Вместе с тем из трех рассматриваемых форм наиболее социальным в условиях Средней Азии оказывается черногрудый воробей, строго избегающий гнездования изолированными парами. Эта особенность данного вида становится одной из важных предпосылок формирования смешанных колоний индийского и черногрудого воробьев (Гаврилов, 1962; Иваницкий, 1984).

Гнездование черногрудых и индийских воробьев в условиях высокой плотности и постоянных визуальных контактов между соседними парами влечет за собой ряд важных для нашей темы эффектов, в частности, регулярные попытки самцов к сексуальным взаимодействиям с самками из других пар [33]. У индийского воробья именно на этой почве часто имеют

[33] Впрочем, промискуитет и возникающие на его почве случаи межвидовой гибридизации описаны и у факультативно-колониального домового воробья (Фетисов, 1981: P. domesticus×P. montanus).

место так называемые «коммунальные демонстрации» (Зыкова, 1980) [34], обычные также для домового воробья, но не характерные для черногрудого (Иваницкий, 1985).

3.6.2Б. Структурный анализ сигнального поведения индийского и черногрудого воробьев

Оптическая сигнализация этих и близких им видов построена на комбинаторике исходных структурных единиц «нулевого уровня», к которым мы относим моторные реакции типа ЭДА и вегетативные реакции. Последние ответственны за состояние тех или иных участков контурного оперения и, таким образом, определяют очертания головы и тела птицы в каждый данный момент.

Репертуар оптических сигнальных средств на более высоком («первом») уровне интеграции может быть описан множеством поз, представляющих собой многомерный континуум. Один из возможных вариантов его отображения показан на рис. 86. Уже на первом уровне интеграции исходных структурных единиц у черногрудого воробья обнаруживается ряд существенных отличий от домового и индийского воробьев (см. также: Иваницкий, 1985).

Львиная доля всех взаимодействий на почве формирования пар, их консолидации и половых контактов партнеров у интересующих нас видов теснейшим образом переплетена с гнездостроительным поведением (в самом широком смысле слова), куда мы включаем процессы выбора и освоения гнездового убежища, его подготовку к гнездостроению (в частности, очистку от прошлогодних остатков), добывание строительного материала (в том числе и хищения его из соседних гнезд), собственно строительную деятельность. Разнообразные акты из ансамблей этого типа активности в сочетании со всевозможными позами складываются в сложные поведенческие секвенции второго и более высоких уровней интеграции, вариабельность которых практически беспредельна. Тем не менее все это многообразие можно представить в виде конечного числа идеализированных секвенций, придающих несомненную специфику коммуникативным системам рассматриваемых видов (см. 3.6.2В).

Основой вокальных репертуаров служат три типа звуков, общей чертой которых является «параболическая» форма частотной модуляции. При этом первые два из названных исходных элементов представлены посылками гармонической природы с широкой полосой частотного заполнения, а третий — узкополосными звуками.

1. Удлиненный щелчок (гнусавое «жав» или «ча» — рис. 87,*б,в,з*). Повседневная позывка, произносимая в самых разных ситуациях особями обоих полов: в виде одиночных или двусложных посылок, реже — плотными сериями до 5 элементов кряду. В более протяженных последовательностях эти позывки нерегулярно чередуются со всеми прочими вокальными сигналами, особенно с сигналом 3 (рис. 87,*б,в*; см. позицию «*е*»).

2. Короткий щелчок (рис. 87,*е-з*). Звуки этого типа, выступая в разных модификациях, формируют два варианта позывок: «короткое стаккато»

---

[34] Имеются в виду коллективные преследования группой самцов самки, вылетающей за пределы своей гнездовой микротерритории (например, на поиски гнездового материала). Самка в этих ситуациях крайне агрессивна: она систематически делает угрожающие выпады в сторону наиболее активно токующего самца, а подчас наносит ему сильные удары клювом, хватает его за оперение крыла или загривка и т. д.

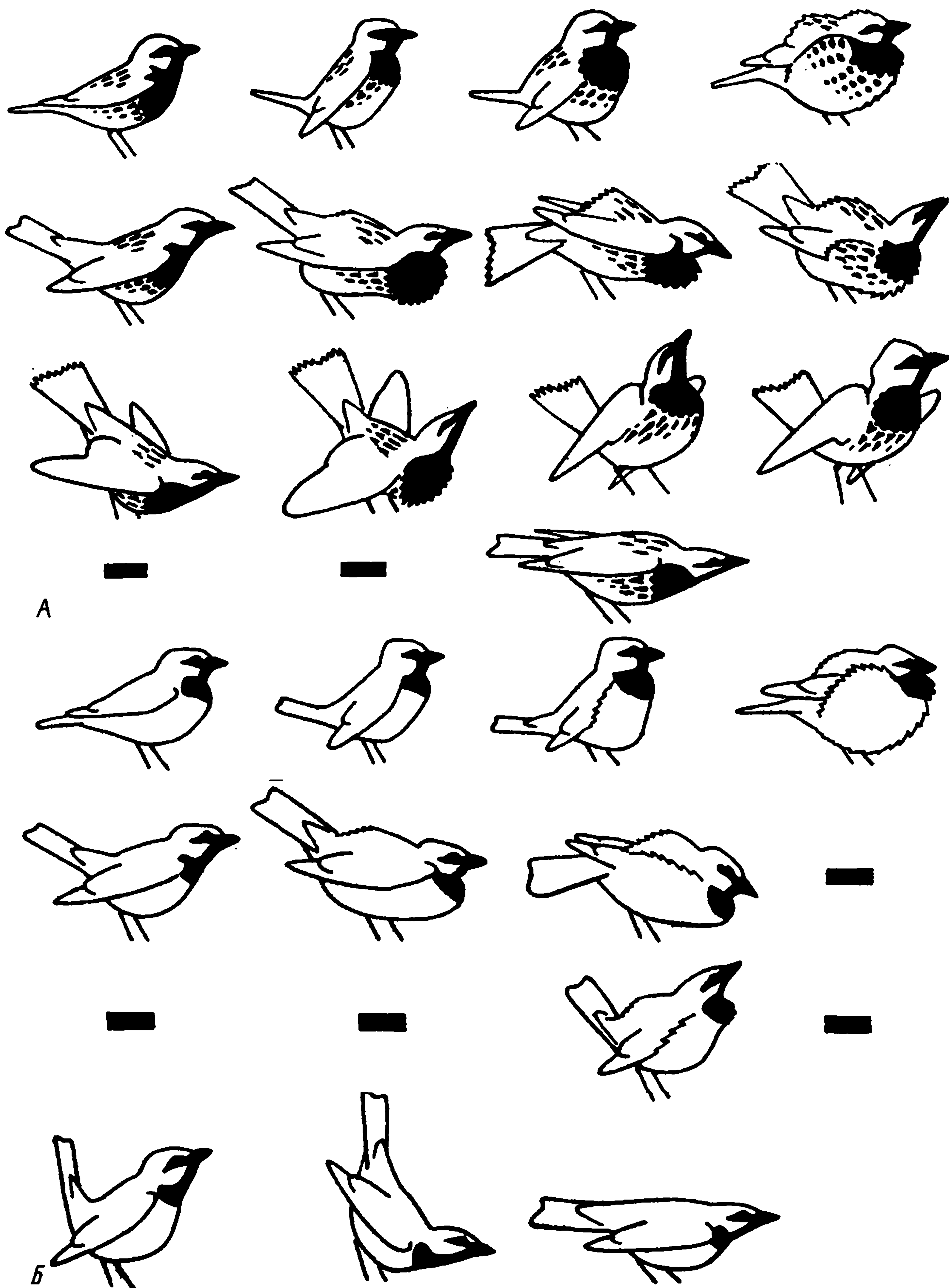


Рис. 86. Сопоставление континуумов поз Passer hispaniolensis (*А*) и Passer indicus (*Б*). Из: Иваницкий, 1985, с изменениями

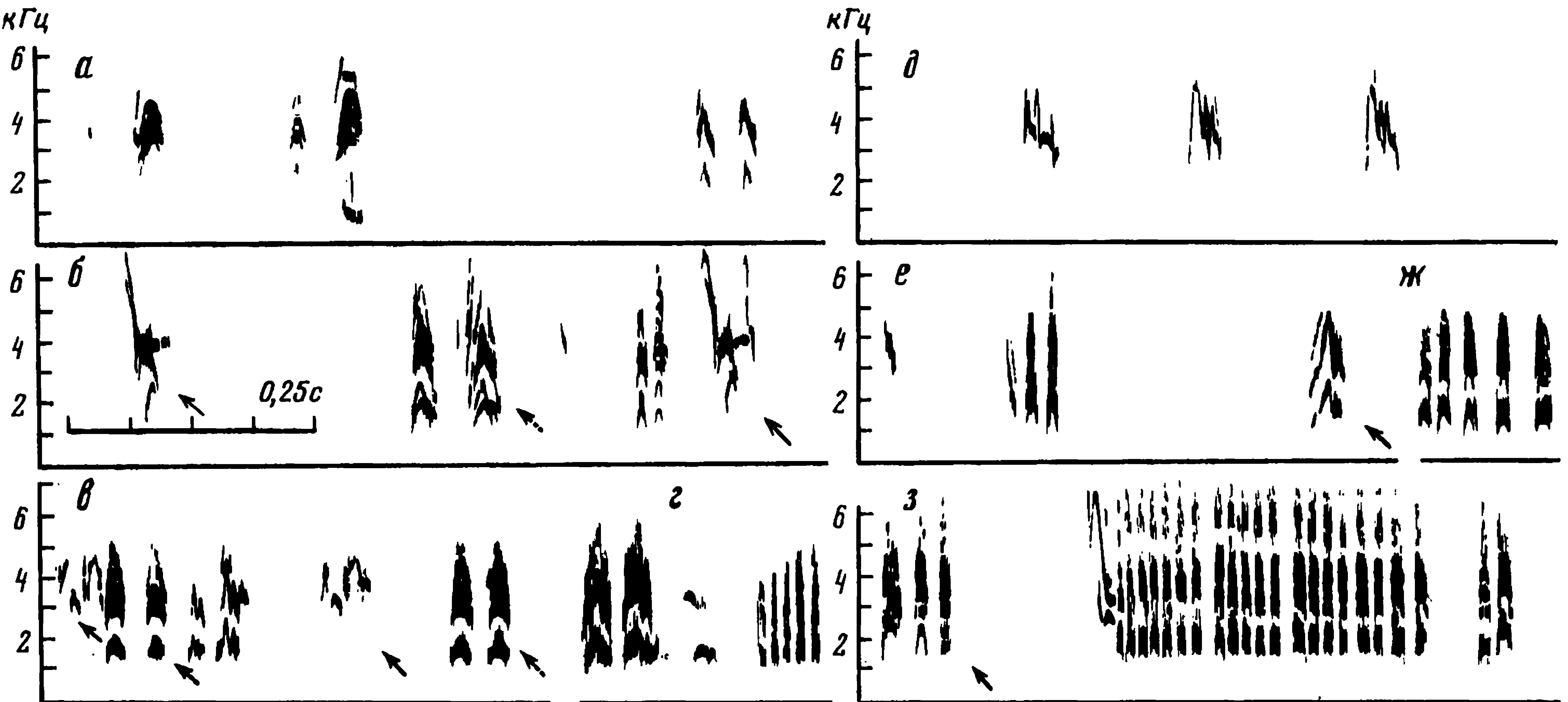


Рис. 87. Основные вокальные сигналы Passer indicus и некоторые их гомологи из репертуаров P. domesticus и P. hispaniolensis

а — два варианта «чириканья» домового воробья; *б* — «чириканье» (сплошные стрелки) и гнусавый крик «жа» (пунктирные стрелки) индийского воробья; *в* — то же, черногрудого воробья; *г* — гнусавый крик «жав» и переход от него к «стаккато» у черногрудого воробья (западная Европа); *д* — «чириканье» индийского воробья и переход его в извещающую песню; *е* — «крик в полете» (обозначен стрелкой) индийского воробья (Бадхыз); *ж* — стаккато индийского воробья (Бадхыз); *з* — стаккато (стрелка) и «продолжительное трещание» индийского воробья (Бадхыз). По фонограммам автора, Л. Ю. Зыковой; Palmer, Boswall; Rosche

(рис. 87,*ж,з*) и «продолжительное трещание» (рис. 87,*з*). Первая из них используется в широком диапазоне повседневных социальных взаимодействий, вторая — в наиболее напряженных агонистических контактах и в качестве сигнала тревоги.

3. Узкополосный звук с резко выраженной частотной модуляцией (так называемое «чириканье»). В виде одиночных и парных посылок выступает в качестве повседневной позывки — часто в гетеротипических комбинациях с сигналом 1 (рис. 87, *а-г*). Один из вариантов представляет собой так называемый «крик в полете» (flight call — рис. 87, *е*).

Песня, по существу, представляет собой длинные (как правило, гомотипические) серии несколько видоизмененных посылок этого типа (сравни, например, рис. 87,*б,д* и 88,*в,г*).

4. Реже перечисленных сигналов отмечается еще один, звучащий как дребезжащие «зезезезе» у домового и индийского воробьев и «зюзюзюзю» — у черногрудого. Используется самцами первых двух видов в основном непосредственно перед садкой, самцами третьего — при доставке строительного материала к гнезду.

В целом вокализация всех рассматриваемых форм построена по комбинаторному принципу с малым числом запретов на комбинаторику, в силу чего акустические сигналы, как правило, не обладают четко выраженной ситуационной специфичностью.

3.6.2В. Сходство и различия в видовых системах сигнализации

Начнем с того, что моторика сигнального поведения представляется в высшей степени сходной, если не идентичной, у домового и индийского воробьев (см. также: Зыкова, 1980). Поэтому, говоря о визуальной коммуникации, мы в дальнейшем будем сравнивать эти две формы как нечто общее с третьей, а именно с черногрудым воробьем.

При таких сопоставлениях мы обнаруживаем практически полную гомологию исходных элементов (нулевой уровень ЭДА). На первом уровне интеграции налицо высокое взаимосоответствие в конструктивных особенностях гомологических поз, которые, однако, у черногрудого воробья оказываются заметно более «экстравагантными» (рис. 86; подробнее см.: Панов, Раджабли, 1972; Иваницкий, 1985).

Особенно яркие различия выявляются при сопоставлении секвенций поведения на втором и более высоких уровнях интеграции. Здесь перед нами еще один яркий пример того, что истинная мера сходства и различий в коммуникативных системах близких видов может быть выявлена лишь на базе сравнительного анализа целостных, протяженных во времени поведенческих конструкций, используемых, в частности, в ключевых социальных взаимодействиях, например в ходе формирования пар. В данном случае эти различия конспективно сводятся к следующему.

1. Самец черногрудого воробья приступает к гнездостроению сразу же после того, как он занял свою микротерриторию, т. е. будучи еще холостым. «Брачные демонстрации» тесно вплетены в гнездостроительную активность (Панов, Раджабли, 1972). У индийского воробья постройка гнезда начинается лишь после образования пары, по инициативе самки, а самец включается в эту деятельность обычно во вторую очередь.

2. Центром активности самца черногрудого воробья служит строящееся им гнездо. В момент первого появления самки она применяет силу, чтобы занять место, наиболее привлекательное для самца (именно — гнездовую

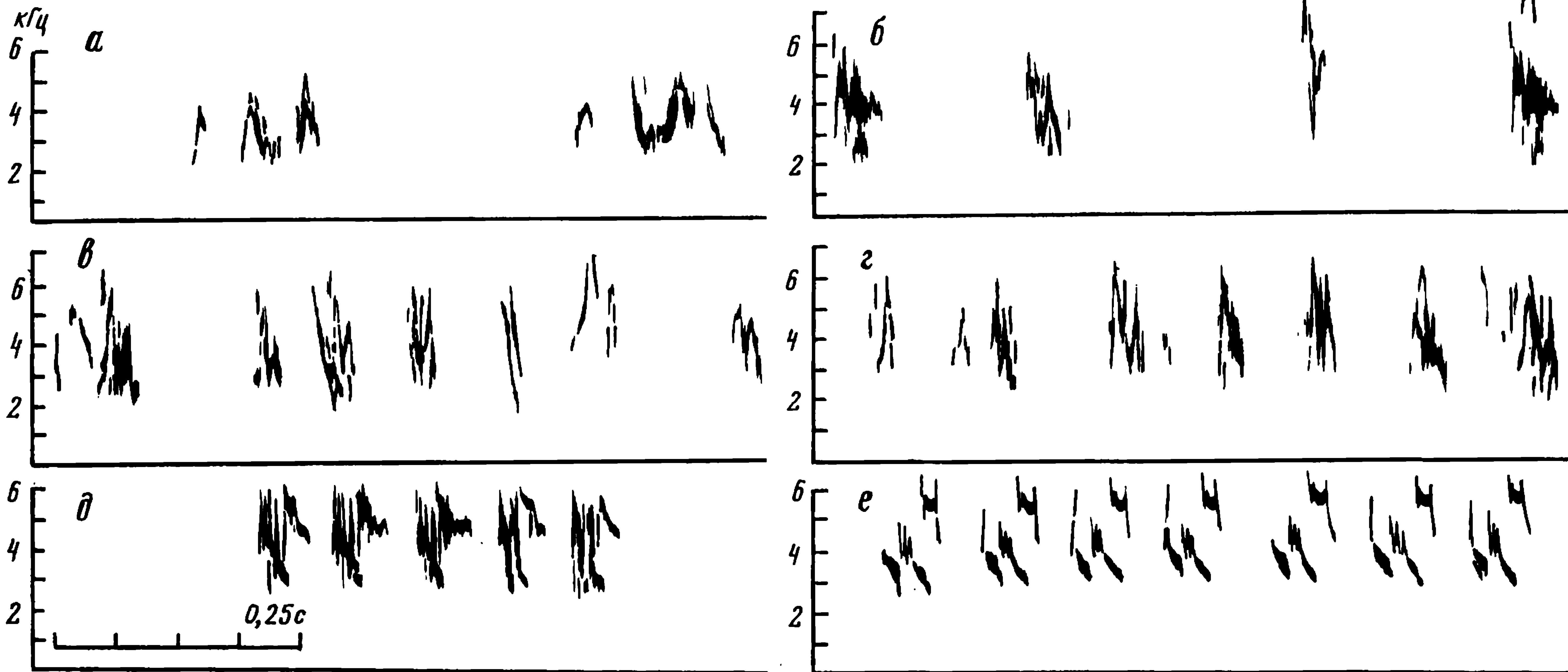


Рис. 88. Песни Passer domesticus (*а, б*), P. indicus (*в, г*) и P. hispaniolensis (*д, е*)

а — извещающая песня домового воробья (Западная Европа); *в* — то же, индийского воробья (западный Копетдаг); *д, е* — то же, черногрудого воробья (Западная Европа; Бадхыз); *б* — песня при ухаживании за самкой у домового воробья (Европа); *г* — то же, у индийского воробья (Копетдаг)

платформу, если постройка еще не закончена, или же внутреннюю полость почти готового гнезда). Из этих (по форме агонистических) взаимодействий, по существу, и складывается процесс формирования пары.

Холостой самец индийского воробья более равномерно использует свою микротерриторию и охраняет ее границы. Реакция самца на только что появившуюся самку аналогична реакции на территориального конкурента. Самка вынуждена преодолевать агрессивность самца, чтобы проникнуть в абонированное самцом убежище (при гнездовании в закрытых полостях — в пустотах обрывов или под крышами построек) или в ту развилку ветвей в центре микротерритории, где она в дальнейшем приступит к гнездостроению (Иваницкий, 1985).

Иными словами, при общей для обоих видов агонистической окраске взаимодействий в момент формирования пар у черногрудных воробьев активная роль «агрессора» принадлежит самке, а у индийских воробьев — самцу. По мнению В. В. Иваницкого (личное сообщ.), эти различия в схемах формирования пар у черногрудого и индийского воробьев наиболее резко выражены при их гнездовании на деревьях, но должны существенно нивелироваться в тех смешанных колониях, где пары названных видов (или же черногрудого и домового воробьев) устраивают гнезда в закрытых убежищах (см. ниже, 3.6.3А,Б).

В сфере вокализации при сохранении гомологии основных акустических сигналов вполне определенные различия обнаруживаются между домовым и индийским воробьями и еще более существенные — между ними и черногрудым. Следует подчеркнуть, что в первом случае дивергенция позывок (по крайней мере некоторых) несомненно опережает дивергенцию песен (сравни позиции *а* и *б* на рис. 87, *а* и *б, г* и *в* на рис. 88); во втором случае при явных, но не столь уж резких различиях в позывках несходство в структуре песен оказывается весьма значительным (сравни позиции *а* и *б* с позициями *д* и *е* на рис. 88).

3.6.3. Резюме: Обзор возможных факторов репродуктивной изоляции

3.6.3А. Экологические факторы

В зоне симпатрии домового и индийского воробьев первый является в целом синантропным видом, тогда как второй обычно гнездится вне населенных пунктов, формируя колонии разной величины в древесных насаждениях, в нишах лёссовых обрывов и скал, в стенках гнезд хищных птиц и т. д. Однако из этого правила существует множество исключений: индийские воробьи нередко гнездятся в населенных пунктах (как в открыто расположенных гнездах на деревьях, так и в закрытых убежищах), а домовые — в удалении от человеческого жилья. В частности, в колонии индийских воробьев в одном из скалистых ущелий центрального Копетдага мы в 1966 г. обнаружили присутствие небольшого количества особей P. d. hyrcanus. Такого рода случаи симбиотопии вполне обычны и в Казахстане (Гаврилов, Корелов, 1968).

Взаимоотношения индийского и черногрудого воробьев являются ярким примером межвидового взаимопритяжения, вообще характерного для колониальных видов. В общих для них местообитаниях, каковыми являются древесные насаждения разных типов, стаи готовых к размножению черногрудых воробьев стремятся обосноваться в колониях индийских

воробьев или по соседству с ними (Гаврилов, 1962; Иваницкий, 1984). Смешанные колонии этих видов могут быть локализованы как в населенных пунктах (даже по окраинам больших городов, таких, как Душанбе; Панов, Раджабли, 1972), так и вне антропогенного ландшафта.

В отличие от P. h. transcaspicus, который в подавляющем большинстве случаев гнездится на ветвях деревьев (изредка также в гнездах хищных птиц и в тростниках), западный (номинативный) подвид характеризуется гораздо менее жесткими требованиями в выборе мест гнездования. Хотя чаще всего гнезда располагаются в древесных насаждениях (Baumgart, Stephan, 1974), они могут быть найдены также в колючих изгородях, в стенках гнезд хищных птиц (Makatsch, 1966) и в других полузакрытых убежищах. Более того, в Болгарии имеет место гнездование в нишах прибрежных скал и под крышами домов (Königstedt, Robel, 1978). В последнем случае черногрудый воробей оказывается симбиотопичным с домовым — как и в ряде других регионов (см., например: Gibb, 1951).

В отсутствие жесткой биотопической изоляции эффективным фактором сегрегации домового и индийского воробьев в Средней Азии и Казахстане может оказаться изоляция сезонная. Будучи оседлым, первый вид приступает к размножению в более ранние сроки — в конце марта — начале апреля, т. е. еще до прилета основной массы индийских воробьев. Однако, поскольку домовый воробей имеет несколько репродуктивных циклов на протяжении года, второй из них может совпадать во времени с началом размножения индийского воробья (наши данные по центральному Копетдагу).

В данном случае нарушения сезонной изоляции могут быть обязаны также растянутости сроков размножения обоих видов, возникающей по самым разным причинам (запаздывание гнездования у годовалых птиц, случаи повторного гнездования пар при гибели кладки и т. д.). Чрезвычайно растянутое размножение часто имеет место и у P. h. transcaspicus (Гаврилов, 1962). Как подчеркивает В. В. Иваницкий (1984), этот эффект особенно выражен в поздно заселяемых участках смешанных колоний черногрудого и индийского воробьев — как у одного, так и у другого вида. Результатом оказывается возможность регулярных контактов между сексуально активными особями индийского и черногрудого воробьев (см 3.6.3А), что не приводит, однако, к сколько-нибудь заметной гибридизации между этими видами. Сезонной изоляции некоторые авторы приписывают роль ведущего барьера, препятствующего гибридизации черногрудого и домового воробьев в юго-восточной Европе (Königstedt, Robel, 1978).

В итоге мы приходим к заключению, что эффективная изоляция между черногрудым и индийским воробьями в южных районах СССР поддерживается в основном этологическими (и, возможно, генетическими, см. 3.6.3В) барьерами, а между индийским и домовым — главным образом факторами сезонной (и отчасти биотопической) сегрегации. Последнее обстоятельство наводит на мысль, что в любой ситуации, где эти внешние экологические преграды окажутся устраненными, домовый и индийский воробьи — в силу большого сходства их коммуникативных систем — должны вступать в неограниченную гибридизацию.

3.6.3Б. Этологические факторы

Учитывая сказанное выше, в этом параграфе имеет смысл остановиться в основном на причинах высокой, по всей видимости, эффективности этологической изоляции между индийским и черногрудым воробьями. По аналогии с тем, что имеет место в зоне контакта второго вида с домовым воробьем в юго-восточной Европе, можно было бы думать, что главным изолирующим фактором здесь служат различия в песнях (Baumgart, Stephan, 1974). Однако мы уже видели на других примерах, что ничуть не менее выраженное несходство в песнях и в других акустических сигналах у близких видов может и не являться преградой к широкой гибридизации между ними.

Индийский и черногрудый воробьи, сохраняя полную или почти полную гомологию в репертуарах оптических и вокальных сигналов, резко отличаются друг от друга высотой порогов демонстративного поведения (Панов, Раджабли, 1972), характерными особенностями гнездостроительной активности, принципиальными чертами организации взаимодействий между самцом и самкой на стадиях формирования и консолидации пар и рядом других интегральных поведенческих характеристик. При таком положении вещей адекватные взаимодействия партнеров, относящихся к разным видам, представляются весьма мало вероятными даже в случае достаточно большого сходства их сигнальных репертуаров. Поэтому в данном случае этологическая изоляция обеспечивается скорее межвидовыми различиями в способах компоновки структурных элементов сигнального поведения, нежели собственной спецификой самих этих элементов. В этом и состоит принципиальное отличие анализируемой ситуации от всех рассмотренных ранее.

Мы уже упоминали (3.6.2В), что характер пространственно-временной организации взаимодействий при образовании пар может заметно модифицироваться у воробьев в зависимости от характера мест, избираемых для устройства гнезда («открытые» развилки ветвей или же «закрытые» убежища в пустотах обрывов, домов и т. д.). В случае гнездования черногрудых воробьев в закрытых убежищах схема их поведения при образовании пар становится более сходной с таковой у индийских (и соответственно домовых) воробьев, когда они гнездятся в аналогичных условиях (Иваницкий, 1985, личное сообщ.). Поэтому успешное формирование смешанных пар черногрудого и индийского воробьев возможно в основном при аномальных случаях присоединения самцов первого вида к колониям второго на обрывах (Голованова, Попов, 1962).

Поскольку в Западной Европе гнездование черногрудых воробьев в полузакрытых убежищах не является исключением (в отличие от Средней Азии и Казахстана), здесь возможны локальные нарушения этологической изоляции между этим видом и домовым воробьем (этологически весьма сходным с индийским). При определенных условиях эпизодическая гибридизация может перерастать в интрогрессивную.

3.6.3В. Генетические факторы

По-видимому, нет веских оснований относить исключительную редкость гибридов между черногрудым и индийским воробьями за счет пониженной жизнеспособности гибридов (а не только за счет весьма эффективной этологической изоляции или трудности выявления части гибридов по

внешним признакам — см. 3.5.1). Проведенный нами анализ кариотипов P. i. bactrianus и P. h. transcaspicus (10 и 8 особей соответственно) выявил различия во внешней морфологии одной аутосомной пары и в W-хромосомах (2N=76; Панов, Раджабли, 1972; Bulatova et al., 1972; Bulatova, 1973). Можно допустить, что за счет этого возможны нарушения хода мейоза у гибридов F_1.

В случае образования смешанной пары процесс откладки яиц идет нормально, а при разорении первого гнезда пара не распадается и вновь приступает к размножению (Голованова, Попов, 1962). В случае занятия гибридным самцом микротерритории в колонии индийских воробьев он может приобрести самку даже ранее, чем соседние самцы названного вида (наши данные по южному Узбекистану).

Кариотип домового воробья морфологически идентичен кариотипу индийского (Раджабли, Панов, 1972). Вопрос о степени генетических различий между P. domesticus и P. h. hispaniolensis (даже на уровне структуры кариотипа) остается неизученным.

* * *

Результаты сравнительно-этологического анализа подтверждают мысль, что домовый и черногрудый воробьи представляют собой далеко дивергировавшие и резко дифференцированные формы, что, собственно, и заставляет систематиков придавать им видовой ранг даже вопреки хорошо известному факту их интрогрессивной гибридизации в Средиземноморье. По мнению Р. Джонстона (Johnston, 1969), они впервые вошли здесь в контакт около 3600 лет назад, когда вид-комменсал P. domesticus проник в северную Италию в ареал P. hispaniolensis вместе с пришедшими с севера племенами обитателей свайных построек.

Что касается пары форм домовый — индийский воробьи, то они очень слабо дифференцированы этологически, так что вполне реально ожидать широкой гибридизации между ними при любом устранении экологических барьеров. Мы полагаем, что значительный поток генов между этими формами не исключен, в частности, в юго-западной Туркмении, где в силу раннего прилета индийского воробья (Рустамов, 1958) сроки начала его размножения могут подчас совпадать с таковыми у P. d. hyrcanus. Большое сходство этих двух форм по окраске и по размерным признакам (Зарудный, 1923б) должно сильно затруднять выявление гибридов и приводить к резко заниженным оценкам размаха гибридизации.

3.7. Заключение

Остановимся коротко на некоторых наиболее принципиальных моментах, вытекающих из материалов этой главы.

1. Формальная процедура обозначения таксономического статуса рассмотренных нами гибридизирующих «популяций высоких рангов» в принципе не может дать однозначных решений прежде всего потому, что за основу здесь берутся два ряда неконгруэнтных друг другу критериев (степень морфобиологических различий и размах гибридизации). В итоге суждения с позиций морфологической концепции вида (в целом интуитивные) не удается согласовать с выводами, вытекающими из «биологической концепции» Э. Майра (которые, казалось бы, можно обосновать и логически, и эмпирически).

Морфологическая концепция торжествует в тех случаях, когда две

формы, резко различные по сумме внешних признаков, получают статус «видов» вопреки факту их широкой (местами — интрогрессивной) гибридизации (3.2—3.6). Биологическая концепция одерживает верх много реже, например, в ситуации, когда при очень слабой морфобиологической дифференциации географически викариирующих форм (не видов-двойников!) им присваивают ранг «видов» в силу отсутствия (скорее всего кажущегося) гибридизации в районах краевых перекрываний их ареалов (3.6: Passer domesticus — «P. indicus»). Легко видеть, что при таком положении вещей границы категории «вид» очерчиваются в значительной степени произвольно.

Сложности усугубляются тем, что в разных точках зоны контакта между двумя данными формами возможны все мыслимые ситуации — от практически полной изоляции до полной панмиксии (3.5, 3.6). Это не позволяет использовать логически безупречную (в рамках биологической, но не морфологической концепции вида) шкалу соответствий между интенсивностью гибридизации и таксономическими рангами гибридизирующих форм (речь идет о схеме в работе Short, 1969a).

2. Э. Майр (1968), активно выступающий против морфологической концепции вида, по сути дела руководствуется ей, когда вводит понятие «слияния видов». Эта формулировка весьма удачно, на наш взгляд, отражает рассмотренные нами ситуации интрогрессивной гибридизации между резко дифференцированными формами в зонах их вторичного контакта.

Принято полагать, что такие широко гибридизирующие виды непременно должны быть «сестринскими» формами (как в ситуациях, рассмотренных в параграфах 3.1 и 3.2). Однако не исключено, что они могут и не иметь ближайшего общего предка (3.3, 3.5). В последнем случае они, строго говоря, не попадают в категорию «ex-conspecies», вопреки мнению обосновавшего ее Л. С. Степаняна (1970, 1983).

3. Открытые аридные ландшафты, в которых обитает большая часть из рассмотренных нами форм, в силу своей относительной гомогенности не создают достаточных условий для экологической сегрегации близких видов. Значительная степень эвритопности большинства из них также исключает возможность эффективной экологической изоляции — даже в достаточно гетерогенных лесных биотах (3.5).

4. Возможности поддержания так называемой «биотопической изоляции» препятствует стремление особей близких видов селиться бок о бок друг с другом (этологическое взаимопритяжение) в составе смешанных демов. Наиболее ярко этот эффект выражен у колониальных видов, формирующих в период гнездования смешанные агрегации высокой численности и плотности (3.6).

5. В силу весьма значительной растянутости размножения у большинства видов птиц трудно ожидать сколько-нибудь эффективной «сезонной изоляции». В случае существования заметных различий в сроках начала гнездования в аллопатрических популяциях гибридизирующих форм эти различия могут нивелироваться в зонах контакта за счет погодных и климатических факторов (3.5) и имеют тенденцию стираться (а не возрастать) в тех участках ареалов, где имеет место гибридизация (3.2, 3.3).

6. Ни в одном случае не удалось обнаружить фактов, подтверждающих гипотезу смещения этологических признаков. Напротив, в зонах контакта тех форм, у которых песня развивается в онтогенезе под частичным воздействием средовых факторов («обучения»), обнаруживается уменьшение первоначальных различий в видоспецифических песнях в зонах вторич-

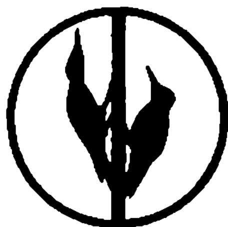
ного контакта (3.1; 3.2; 3.5). Причиной этого может быть как обоюдное обучение самцов разных видов друг от друга (включая сюда импринтинг), так и гибридизация.

7. Степень различий в песнях (или в других «маяковых» вокальных сигналах дальнего действия — см. 3.3) обычно сопоставима со степенью различий в прочих элементах акустического репертуара — даже тех, которые непосредственно не связаны со сферой половых отношений (см., например, 3.2). При этом помимо большего или меньшего несходства в физической структуре гомологических типов сигналов возможны и непредсказуемые нарушения гомологии сигнальных репертуаров у близких видов. Все это заставляет прийти к выводу, что дивергенция сигнальных репертуаров близких видов происходит в период их независимого существования (в условиях географической изоляции) — вне всякой связи с гипотетическими «потребностями изоляции».

8. Даже при высокой степени ассортативности скрещиваний в зоне симпатрии двух хорошо дифференцированных (морфологически и этологически) форм гибридизация может стать лавинообразным процессом после того, как концентрация гибридов в смешанной популяции достигнет некоего критического уровня (3.5, 3.6). Наши материалы не дают каких-либо указаний на пониженную жизнеспособность и плодовитость гибридов. Возможности их участия в обратных скрещиваниях также, вероятно, не отклоняются от нормы. Таким образом, гипотеза «гибридного самоуничтожения» в применении к рассмотренным случаям (Степанян, 1983) не имеет под собой никаких фактических оснований.

4 ГЛАВА

РОДСТВЕННЫЕ СИМПАТРИЧЕСКИЕ ВИДЫ, НЕ ВСТУПАЮЩИЕ В ГИБРИДИЗАЦИЮ



В этой главе мы рассмотрим характер взаимоотношений внутри пяти пар видов, относящихся в каждом случае к единому роду, взятому в широкой трактовке. Эти примеры подобраны таким образом, чтобы охватить формы разной степени филогенетической близости — от подлинно близких видов, принадлежащих к компактным внутриродовым кластерам ранга подрода (4.1, 4.2), до существенно более далеких генеалогически, так что традиционное объединение их в рамках единого рода представляется спорным (4.5).

Во всех этих случаях мы имеем дело с полностью замкнутыми генетическими системами — даже несмотря на то, что единичные эпизоды межвидовых скрещиваний нельзя исключить полностью. Однако вероятность таких эпизодов на порядки ниже, чем в ситуациях, рассмотренных в предыдущей главе, а высокая степень физиологической и (или) морфобиологической дифференциации между членами анализируемых пар в большинстве случаев должна приводить к полной бесперспективности гибридов в качестве производителей потомства.

Вместе с тем необходимо подчеркнуть, что нет возможности провести резкую и однозначную грань между ситуациями, рассмотренными в предыдущей и в этой главах. Хороший пример — взаимоотношения домового (в широком смысле) и черногрудого воробьев в разных участках перекрывания их ареалов. Мы видели, что в Казахстане, в зоне контакта P. h. transcaspicus и формы bactrianus из группы подвидов indicus доля фенотипических гибридов составляет менее 0,02 %. Примерно таков же, по всей видимости, уровень гибридизации в тех участках ареала P. d. domesticus, которые в последние десятилетия осваиваются популяциями номинативного подвида черногрудого воробья. Однако в областях давнего контакта тех же самых двух форм изоляция между ними оказалась нарушенной, и здесь сформировались гибридные популяции, занимающие обширные материковые и островные регионы (см. 3.6).

В этой главе мы попытаемся выяснить, каким должен оказаться уровень дивергенции сигнальных и коммуникативных систем у двух популяций, независимо эволюционировавших в условиях географической разобщенности, чтобы при их вторичном контакте могла быть обеспечена жесткая репродуктивная изоляция между ними. Поскольку мы полагаем, что после установления вторичного контакта нет оснований ожидать ускорения дивергенции названных систем [1], тот уровень поведенческих различий, который обеспечивает генетическую автономность популяций

[1] Разумеется, нет оснований отрицать возможность дальнейшей дивергенции этих (теперь уже контактирующих) популяций на основе независимой филетической эволюции.

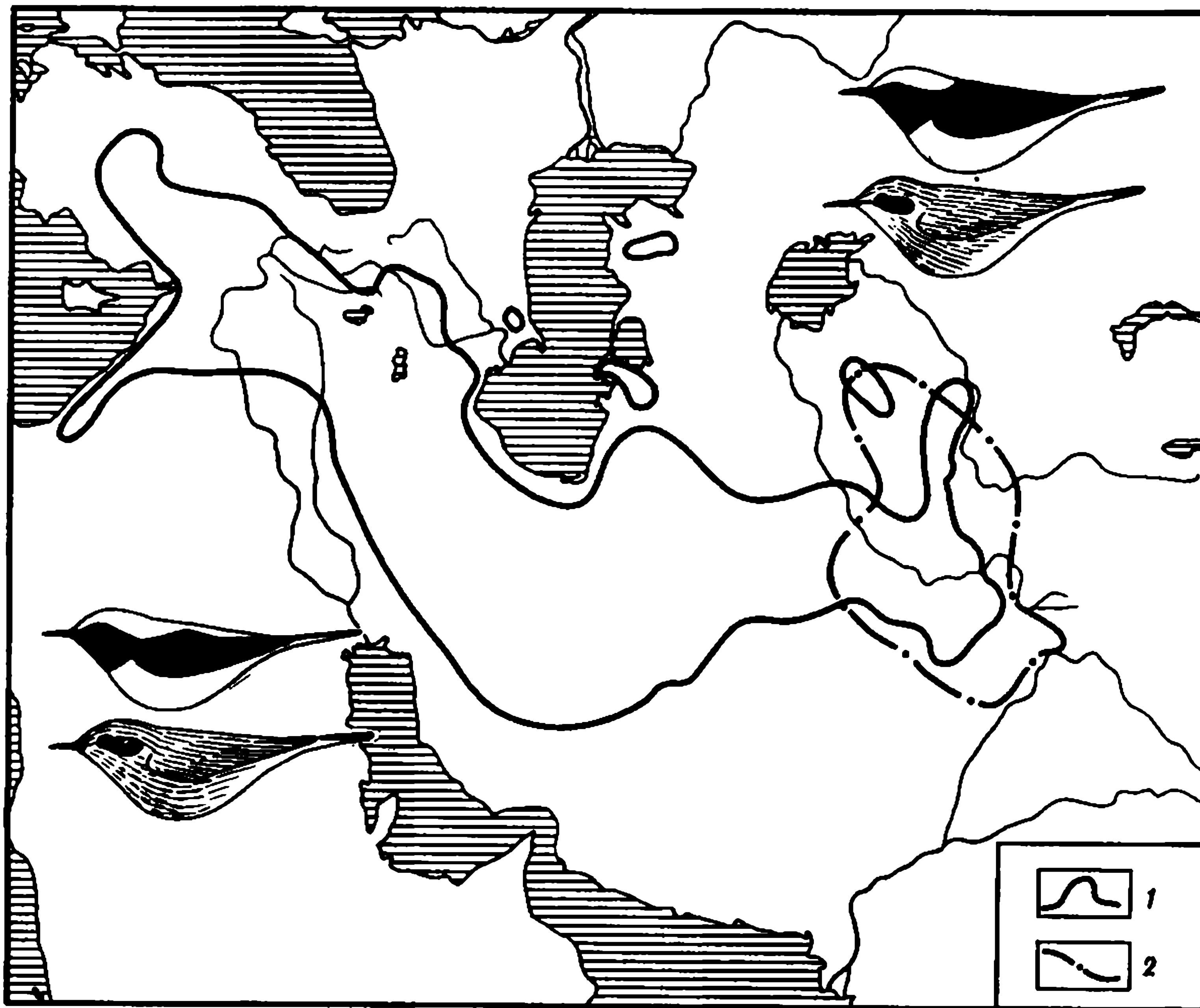


Рис. 89. Ареалы черношейной каменки Oenanthe finschii (*1*, изображение самца и самки слева) и белошапочной черной каменки O. picata capistrata (*2*, изображение справа)

в момент их первой встречи, является также необходимым и достаточным условием увеличения зоны симпатрии в случае дальнейшего расширения ареалов этих популяций во встречных направлениях.

4.1. Белошапочная черная каменка Oenanthe picata capistrata Gould, 1865 — черношейная каменка O. finschii (Heuglin, 1869)

По ряду причин взаимоотношения этих форм могут служить удачной моделью для изучения факторов, необходимых и достаточных для поддержания эффективной репродуктивной изоляции. По степени морфологического и этологического сходства они занимают второе место (после пары видов O. pleschanka — O. hispanica) среди представителей р. Oenanthe фауны СССР, а в области симпатрии (рис. 89) зачастую делят общие местообитания, что открывает возможность регулярных межвидовых контактов, в том числе и с участием сексуально активных особей. При этом, однако, гибридизация отсутствует или же крайне редка.

В этом разделе мы сосредоточим внимание на анализе взаимоотношений черношейной каменки лишь с одним из представителей комплекса O. picata, а именно с белошапочной черной каменкой. Она наиболее сходна с черношейной по окраске самцов и самок (см. 3.1) и во многом близка к ней по своим экологическим потребностям.

Помимо различий в окраске самцов в качестве видовых опознавательных признаков могут выступать особенности габитуса и пропорций. Черношейная каменка немного крупнее: масса тела самцов этого вида из зоны симпатрии составляет 24—27 г (в среднем 25,7±0,46 г, $n=11$),

масса тела самцов белошапочной черной каменки 21—25 г (в среднем 23,3±0,55 г, $n=11$; по данным: Paludan, 1959). Различия достоверны ($t=3,4$, $P<0,01$). Черношейная каменка имеет более массивную голову, более крупные клюв (Потапова, Панов, 1977) и цевку, но при этом относительно короткокрыла. Ниже приводятся некоторые метрические характеристики (в мм) черношейной и белошапочной черной каменок:

Признак	O. finschii	O. picata capistrata
Длина крыла	90,7±0,38(44) *	90,9±0,41 (27) *
(взрослые самцы)		92,63±0,55 (20) **
Длина цевки	24,8±0,17(34) *	23,4±0,17(29) *
(взрослые самцы)		24,8±0,1 (84) **
Длина клюва от ноздри	10,3±0,12(34) *	10,2±0,10(29) *
(взрослые самцы)		9,5±0,1 (84) **
Длина яиц	21,6±0,09(10) ***	20,5±0,09(63) ***
	21,2±0,18(50) **	
Ширина яиц	16,4±0,06(10) ***	16,0±0,06(63) ***
	16,1±0,08(50) **	

* По данным: Зарудный (1923а, в).
** Самцы старые года из коллекций ЗИН и Зоомузея МГУ
*** Из: Лоскот, 1972, 1973.
**** По данным автора.

Для дальнейшего обсуждения существенно, что по степени всех указанных выше различий черношейная и белошапочная черная каменки вполне сопоставимы с теми парами форм, которые широко гибридизируют в зонах вторичного контакта (см., например: 3.3—3.6).

4.1.1. Сравнительный анализ поведения черношейной и белошапочной черной каменок

4.1.1А. Общая схема поведения на протяжении годового цикла

Описание динамики социальных взаимодействий в формирующихся и размножающихся демах черных каменок было приведено в разделе 3.1.2А. В отличие от этого вида с его ярко выраженными сезонными миграциями черношейная каменка является частично оседлой. Степень оседлости неодинакова в разных ее популяциях. В северных частях ареала лишь одиночные особи нерегулярно остаются на зимовку (Митропольский, 1968). В популяциях черношейной каменки, обитающих на крайнем юге Средней Азии (например, в юго-восточном Узбекистане), зимует до 70 % особей от числа гнездившихся предыдущей весной (Панов, 1978). Эти популяции и будут интересовать нас в первую очередь, поскольку именно в указанном районе имеет место симпатрия между черношейной и белошапочной черной каменками.

Из сказанного вытекает весьма существенное отличие динамики популяционной структуры черношейной каменки от черных каменок и от большинства прочих видов Oenanthe фауны СССР. Оно состоит в том, что многие однажды размножавшиеся самцы черношейной каменки пребывают на своих индивидуальных участках на протяжении всего года,

а возможно и из года в год. Косвенные данные свидетельствуют о том, что члены размножавшейся пары зачастую остаются зимовать в пределах своего гнездового участка, т. е. единство пары сохраняется и во внегнездовой сезон. Показано, что зимний участок обитания пар (как и тех особей, которые зимуют в местах гнездования поодиночке) активно охраняется на протяжении всего осенне-зимнего периода. Понятно поэтому, что в южных популяциях черношейной каменки не удается выделить четко ограниченной сезонной стадии формирования дема (описанной, например, в разделе 3.1.2А). Территориальность оседлых самцов способствует поддержанию достаточно устойчивой пространственной структуры дема на протяжении всего года: вселение новых, ранее не размножавшихся здесь особей, в принципе возможно во все сезоны, но в целом приурочено к концу зимы. У самцов старше года образование пар происходит в юго-восточном Узбекистане во второй половине января (Степанян, 1970). Некоторые пары формируются, возможно, уже в октябре, а заканчивается процесс образования пар не позднее конца февраля (Панов, 1978).

Общая схема взаимоотношений между самцом и самкой в период гнездостроения и подготовки к копуляции в целом едина для черношейных и черных каменок (см. 3.1.2 и ниже, 4.1). После вылета из гнезда птенцов первого выводка самка вскоре вновь приступает к гнездостроению, а слетки целиком оказываются на попечении самца. Самец кормит первый выводок во время второго цикла насиживания, а затем вместе с самкой приступает к выкармливанию птенцов второго выводка. Поэтому постоянство пары на протяжении всего репродуктивного сезона оказывается насущной необходимостью. Очевидно, это важный фактор, препятствующий смене партнеров между последовательными циклами репродукции и противодействующий, таким образом, возможности формирования смешанных пар.

Молодняк, достигая самостоятельности примерно через месяц после вылета из гнезда, начинает выселяться с родительских участков. Выселение стимулируется возрастающей агрессивностью взрослых птиц к своему потомству (Панов, 1978). У белошапочной черной каменки такие перемещения молодняка постепенно перерастают в миграции к местам зимовок (отлет всей популяции полностью завершается в южном Узбекистане к концу сентября). У черношейной каменки часть молодых выселяется в угодья, находящиеся за пределами участков обитания взрослых особей, оставаясь здесь на зимовку, тогда как другие откочевывают на холодное время года в более южные районы.

4.1.1Б. Структурный анализ сигнального поведения черношейной каменки

Структура сигнального поведения черных каменок была проанализирована выше (3.1.2Б). Опираясь на эти данные, рассмотрим коротко сигнальный репертуар черношейной каменки (подробности см.: Панов, 1978).

При сопоставлении базовых элементов оптической сигнализации (ЭДА нулевого уровня интеграции) каких-либо существенных различий между черными и черношейными каменками обнаружить не удается. В целом одинаковы и принципы комбинирования этих исходных элементов в структуры следующего, более высокого (первого) уровня интеграции. В результате континуумы поз белошапочной черной (см. рис. 20) и черношейной (рис. 90) каменок можно считать почти идентичными.

Мы не обнаружили у этих каменок никаких явных различий в характере

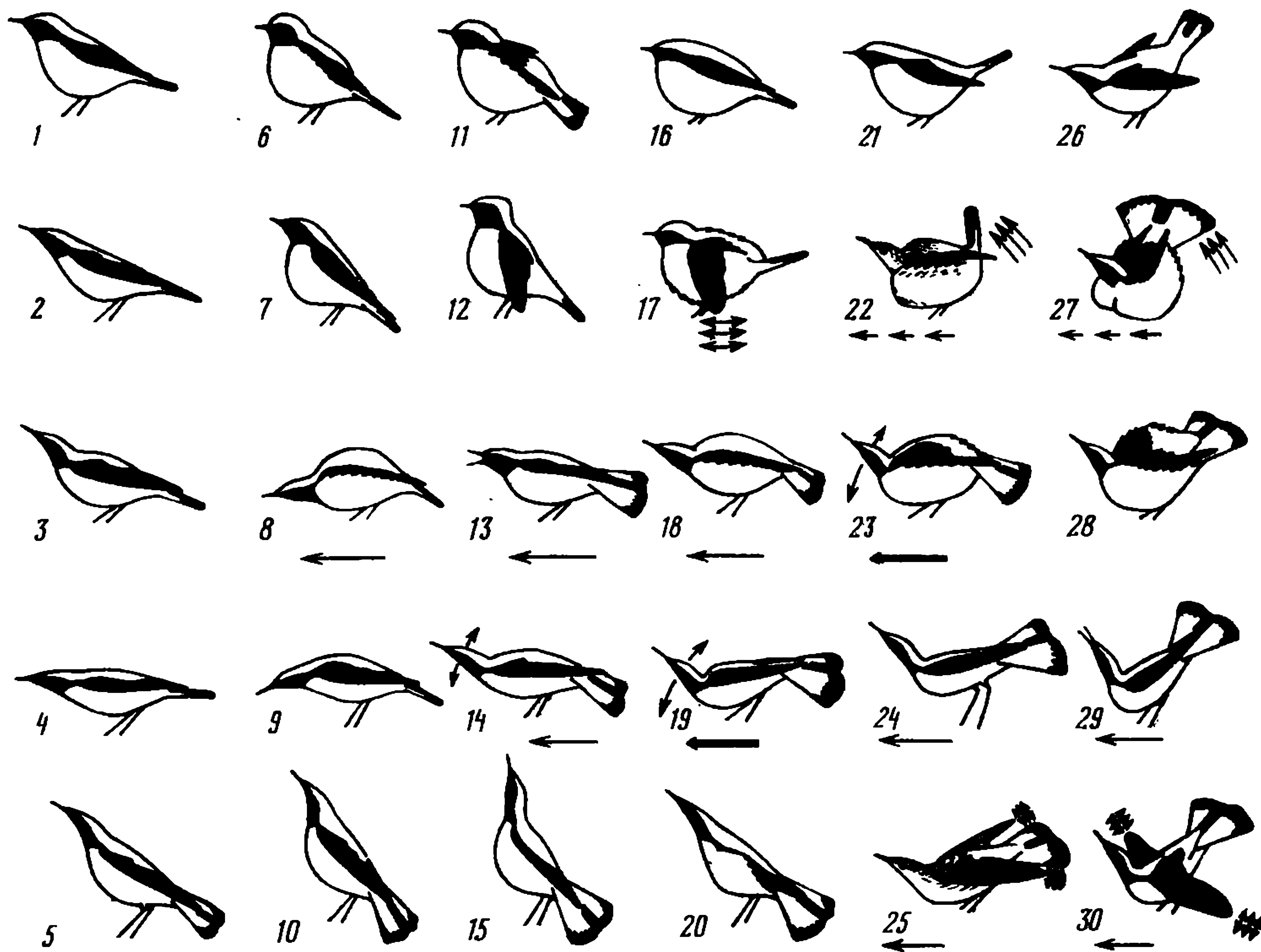


Рис. 90. Континуум поз самцов черношейной каменки Oenanthe finschii

Позы *22* и *25* чаще наблюдаются у самок. Тонкие короткие стрелки — прыжки вперед, толстая длинная стрелка — скользящий бег. Из: Панов, 1978

наземной локомоции. В воздушной локомоции у черношейной каменки нами выделен один вариант, отсутствующий у черных каменок. Это «длинный трепещущий полет», используемый самцами при саморекламировании (наряду с полетом свечой) и в ходе формирования пар.

При сопоставлении исходных компонентов акустической сигнализации обнаруживается полная гомология и глубокое структурное сходство в шести основных типах звуков, которые в разных комбинациях формируют репертуар «позывок» того и другого вида (см. 3.1.2Б; рис. 91). У черношейной каменки элементарные сигналы 1, 4 и 6 (нередко — в составе гомотипических секвенций) с разной степенью постоянства могут присутствовать в составе более сложных вокальных конструкций, основным материалом которых являются весьма вариабельные тоновые элементы (ноты). Среди такого рода сложных конструкций можно условно выделить 4 типа песен: 1) короткую извещающую; 2) удлиненную; 3) подпесню; 4) монотонную песню (подробно см.: Панов, 1978, с. 67—70, 255—261; рис. 92). Последняя функционально во многом соответствует «песне выкриками» у черных каменок, хотя по своей структуре резко отличается от нее.

Большинство из упомянутых компонентов вокализации (как и ряд других, используемых менее регулярно, — короткие трельки, завывание и т. д.), регистрируются у самцов и самок черношейной каменки в весьма широком спектре ситуаций (табл. 17).

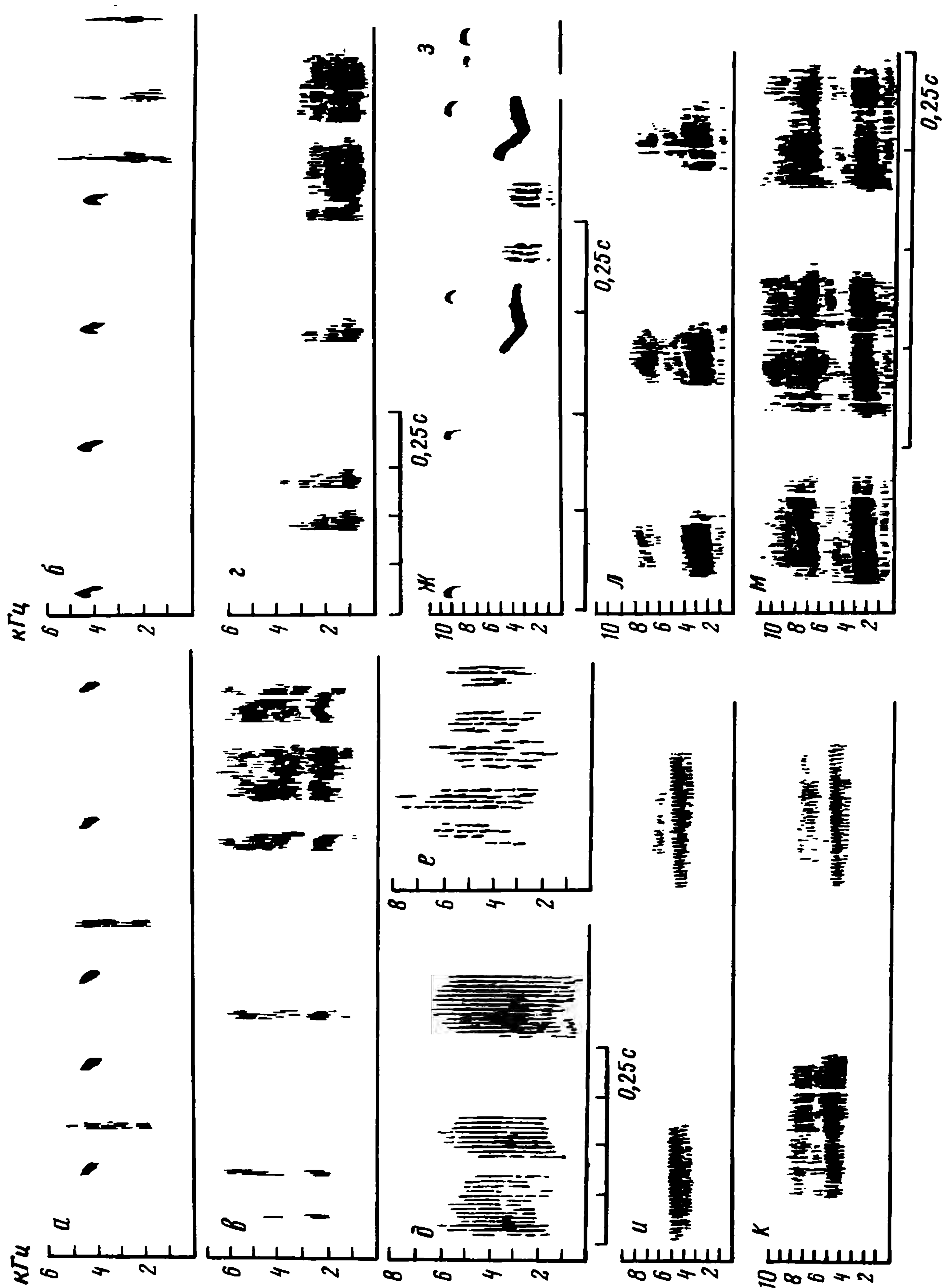

кГц
а
б
в
г
д
е
ж
з
и
к
л
м
0,25 с
0,25 с
0,25 с
0,25 с

Таблица 17

Использование акустических сигналов самцами и самками черношейной каменки в основных социальных контекстах и в иных ситуациях. Из: Панов, 1978.

Ситуация	Тип базовых сигналов, №						Тип песен, №			
	1	2	3	4	5	6	1	2	3	4
Длительное отсутствие социальных взаимодействий (реакция вхолостую у самцов)			(+) *	+			+	(+)	+	
Распределение территорий (самцы)	(+)		+	+	(+)	(+)	+	+	+	
Распределение территорий (самки)	(+)			+			+		+	
Саморекламирование (самцы)							+	+		
Патрулирование границ (самцы)	(+)			(+)			(+)		(+)	
Патрулирование границ (самки)	+	(+)							(+)	
Образование пар (самцы)			+	+		+	+	+	+	
Образование пар (самки)	+			(+)	+		+	(+)		
Взаимодействия в паре (самцы)				(+)			+			
Взаимодействия в паре (самки)				(+)	+					
Копуляция (самцы)			+	+			+	+	+	+
Доставка корма птенцам (самец)							+	+		
Беспокойство у гнезда с яйцами и маленькими птенцами	(+)									
Беспокойство у гнезда с большими птенцами и около слетков	+	+	+				+ **			
Реакция на хищника в воздухе			+							
Реакция голодной птицы на корм (в неволе)	(+)		+			+				

* Скобки указывают на нерегулярность появления сигнала в данной ситуации.

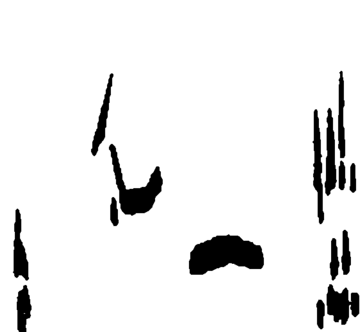
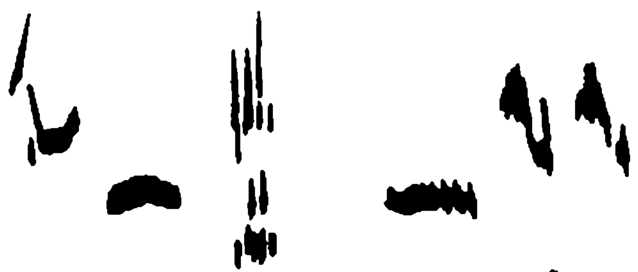
** Чаще у самцов, реже у самок.

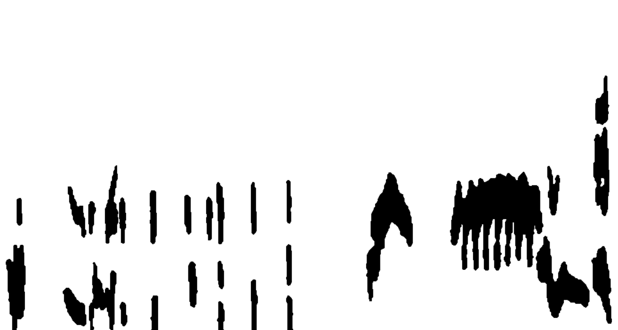
←

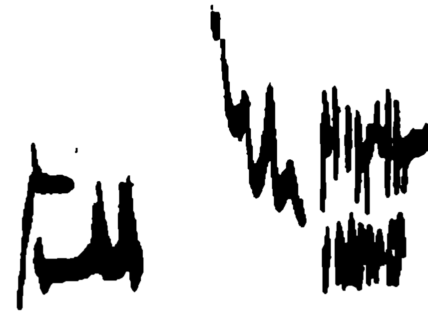
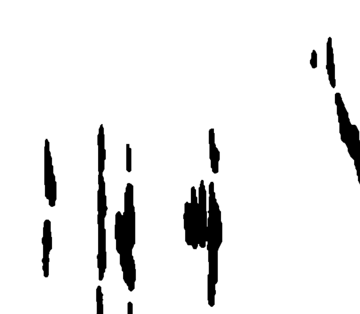
Рис. 91. Базовые акустические сигналы и складывающиеся из них позывки Oenanthe picata capistrata (*а, в, д, ж, и, л*) и Oenanthe finschii (*б, г, е, з, к, м*)

а, б — объединение сигналов типа 1 (короткие щелчки) и типа 2 (короткий свист) в гетеротипические последовательности при тревоге у гнезда: *а* — самка белошапочной черной каменки; *б* — самка черношейной каменки (Закавказье); *в, г* — переход сигнала 1 (глухой щелчок) в сигнал 2 (храпение): *в* — самец белошапочной черной каменки при тревоге у гнезда; *г* — молодая самка черношейной каменки в момент агонистического взаимодействия с другой особью-сеголетком (Копетдаг); *д, е* — сигнал типа 5 (трещание): *д* — самка белошапочной черной каменки в момент формирования пары; *е* — самка черношейной каменки в такой же ситуации; *ж, з* — сигнал типа 4 (циканье): *ж* — самка белошапочной черной каменки при взаимодействии с самцом в момент образования пары; *з* — самец черношейной каменки во время демонстраций при формировании пары (Мангышлак); *и, к* — вокализация птенцов (сигнал 6 «дребезжание») белошапочной черной каменки и черношейной каменки (Закавказье); *л, м* — вокализация птенцов белошапочной черной каменки (*л*) и черношейной каменки (*м*, Закавказье) при выпрашивании корма у родителей. Все записи белошапочной черной каменки — из юго-восточного Узбекистана

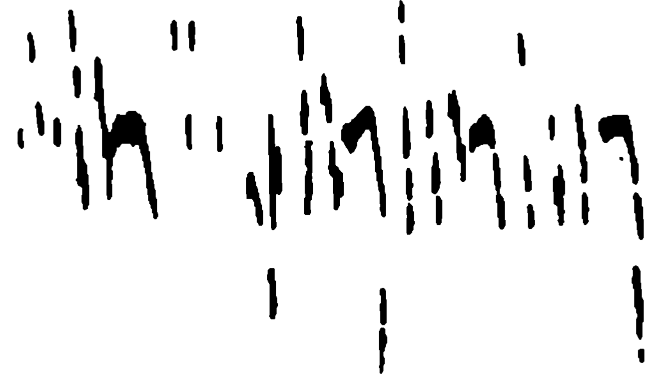






кГц
а
б
в
г
д
е
ж
з
0,25с

4.1.1В. Сходство и различия в репертуарах сигнальных средств у черношейной и белошапочной черной каменок

При достаточно высоком межвидовом сходстве в структуре визуальных сигналов, обслуживающих акт образования пар и взаимодействия самца с самкой на последующих этапах их подготовки к репродукции, у черношейной и белошапочной черной каменок обнаруживаются явные различия в моторике саморекламирующего поведения холостых самцов. Важнейшей составной частью этого поведения служит полет свечой, обеспечивающий максимальную заметность холостого самца и опознавание его видовой принадлежности самками, готовыми к образованию пары. Межвидовые различия в особенностях такого полета могут быть критическим фактором репродуктивной изоляции — даже при значительном сходстве во всех прочих элементах сигнализации. У черных каменок воздушные демонстрации самца ограничиваются особым машущим полетом (см. 3.1.2Б), тогда как у черношейных периоды машущего полета систематически чередуются со скольжением на полностью расправленных крыльях. Кроме того, для самцов последнего вида характерен длинный трепещущий полет по горизонтальной траектории, не имеющий явного гомолога в поведении черных каменок.

В период готовности к образованию пары холостой самец значительную часть времени проводит на господствующих над местностью песенных постах, откуда обычно и совершаются саморекламирующие полеты (Панов, 1978, с. 98—103). В моменты пребывания на песенном посту возможны различные типы вокализации (песни типа 1, 2 и 3 и разнообразные переходные варианты), но в большинстве случаев самец воспроизводит секвенции коротких извещающих песен. При переходе к воздушным демонстрациям вокализация становится более интенсивной: паузы между короткими песнями резко сокращаются и при их полном исчезновении короткие песни сменяются удлиненной. Сокращение пауз при сохранении дискретности коротких песен более характерно для черных каменок, переход к удлиненной песне — для черношейных.

И короткая, и удлиненная песни, используемые самцами при саморекламировании, имеют вполне определенные видоспецифические особенности. У каждого вида оба типа песен подвержены высокой изменчивости, что создает определенные трудности для сравнительного анализа. Здесь мы остановимся лишь на сопоставлении коротких извещающих песен типа 1, наиболее простых по своей структуре.

←

Рис. 92. Песни Oenanthe picata capistrata (*а, в, д, ж*) и O. finschii (*б, г, е, з*)

а, б — короткие извещающие песни типа 1: *а* — две последовательные песни самца белошапочной черной каменки, рекламирующего свою территорию. Обратить внимание на некоторое сходство конструкции второй песни с песней черношейной каменки; *б* — песня самца черношейной каменки; *в, г* — фрагменты песен типа 2: *в* — удлиненная песня самца белошапочной черной каменки при нападении на другого самца, выставленного в клетке на его территории; *г* — удлиненная песня самца черношейной каменки при саморекламирующем полете свечой. Обратить внимание на присутствие многочисленных коротких щелчков в песне второго вида; *д*; *е* — фрагменты подпесен (песня типа 3) самца белошапочной черной каменки и черношейной каменки во время пребывания их в одиночестве на песенных постах; *ж, з* — фрагменты песни выкриками (тип 4) самца белошапочной черной каменки (*ж*) и монотонной песни (тип 4) самца черношейной каменки. Все записи белошапочной черной каменки — из юго-восточного Узбекистана, черношейной каменки — с п-ова Мангышлак

Основные различия в особенностях коротких песен черношейной и белошапочной черной каменок сводятся к следующему. У первого вида песня в среднем длиннее, что в большой мере обязано более продолжительным интервалам между слагающими ее элементами. При анализе 25 песен каждого вида получены следующие значения средней длительности таких интервалов: 1354±77 мс (n=201) для черношейной каменки и 650±26 мс (n=78) для белошапочной черной [2]. Различия высоко достоверны (t=8.65, P<0,001). Среди элементов, слагающих песню, у черношейной каменки наряду с тоновыми посылками важное место занимают глухие щелчки (базовый сигнал 1), присутствующие почти в каждой короткой песне. Посылки типа глухих щелчков изредка встречаются и в песнях черных каменок, но здесь они зачастую сильно видоизменены по сравнению с исходным элементарным сигналом 1, часто тесно примыкают к соседнему тоновому элементу и в силу этих своих особенностей не воспринимаются как щелчки при прослушивании песни, а могут быть выявлены только на сонограммах (рис. 92,*а*). Тоновые элементы в песнях черношейной каменки, в отличие от белошапочной черной, характеризуются в целом менее выраженной частотной модуляцией и отсутствием обертонов. Для второго вида более характерны секвенции однотипных нот типа трелей и вибрато (рис. 92, *в*). Имитации являются нормой для черных каменок, но достаточно редки в песнях черношейной.

Если рассматривать длительные секвенции коротких песен, последовательно воспроизводимых самцом в реальном времени, то оказывается, что характер организации этих секвенций принципиально отличается у черношейной и черных каменок. У первого вида единичная короткая песня характеризуется довольно четкой ритмической организацией: ноты и щелчки складываются в фигуры, комбинации фигур формируют фразы (рис. 93). Фигуры и фразы относительно автономны, так что разнообразие песенных вариантов обязано в основном свободной комбинаторике фигур и (или) фраз (рис. 94) [3]. У черных каменок каждый песенный вариант в репертуаре данной особи представляет собой достаточно стереотипную конструкцию, а внутреннее разнообразие песенных последовательностей обязано непредсказуемому чередованию нескольких таких устройчивых вариантов, слагающих индивидуальный репертуар самца (см. 3.1.2Г). Комбинаторный принцип построения песенных вариантов у черных каменок, в отличие от черношейных, используется лишь в малой степени.

Перечисленные различия в структуре коротких песен и их последовательностей отнюдь не исчерпывает своеобразия акустических систем сигнализации рассматриваемых видов. В частности, монотонная песня (тип 4) черношейной каменки и песня выкриками (тип 4) белошапочной черной каменки выполняют одинаковые функции, обеспечивая встречу половых партнеров для копуляции, но структурно совершенно различны (рис. 92, *ж, з*). Кроме того, у черношейной каменки песня типа 4 в общем монофункциональна (табл. 17), тогда как у черных каменок она используется самцами не только в преддверии копуляции, но и в качестве важного компонента территориального поведения.

В итоге можно сказать, что процесс дивергенции песен в данном случае происходил на основе целого ряда многоплановых перестроек, мало

[2] По ряду соображений рассматривались лишь паузы длительностью более 20 мс.

[3] Сходным образом организована песня соловьев р. Luscinia (см.: Панов и др., 1978).

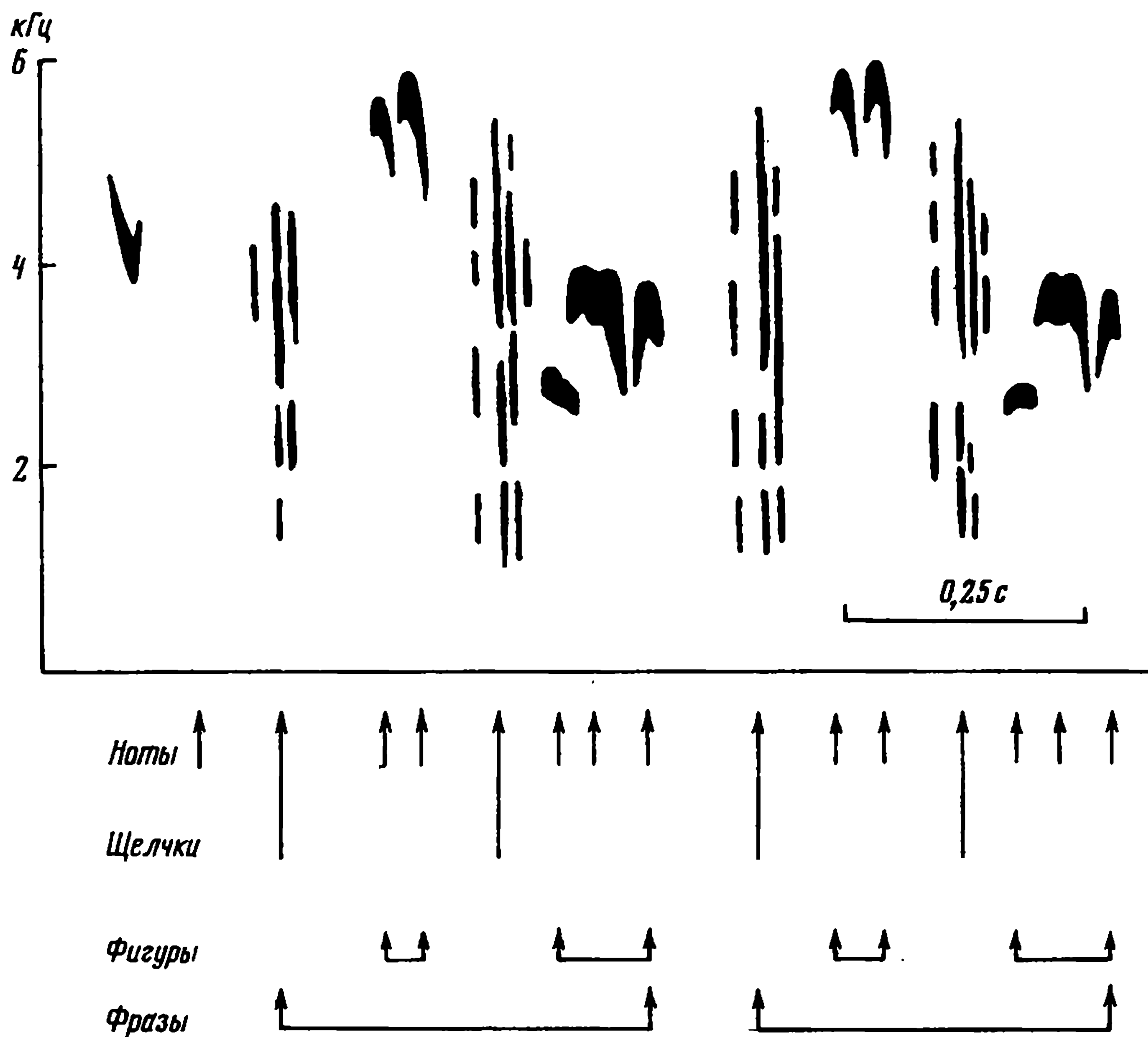


Рис. 93. Принцип организации короткой извещающей песни черношейной каменки
Объяснения в тексте

затронувших исходные вокальные структуры и отразившихся в основном на способах их компоновки друг с другом. Одним из результатов этого явилось частичное нарушение структурных гомологий. Кроме того, некоторые сложные вокальные конструкции претерпели неодинаковые преобразования своих первоначальных функций.

Нечто подобное мы обнаруживаем и при сопоставлении тех компонентов видовых репертуаров, которые принято обозначать в качестве «позывок». Если эти компоненты видовых репертуаров подвергнуть попарно-однозначному сопоставлению вне их многоплановых связей с целостной структурой поведения и с контекстом, в которых они используются, то межвидовые различия оказываются не столь уж значительными. Гомологичные базовые элементы при общем сходстве[4] их временных параметров в ряде случаев характеризуются у черношейной каменки по сравнению с черной сдвигом зон концентрации энергии в более низкочастотные зоны (см. рис. 91,*а-г, и-м*).

В плане выявления межвидовых различий гораздо существеннее то, что сигналы типа «позывок» у черношейной и белошапочной черной каменок вносят неодинаковый вклад в структуру вокальных конструкций более высоких уровней интеграции (рис. 91,*а-з*) и, кроме того, по-разному используются особями того и другого вида в коммуникативном процессе.

[4] Точнее — при широком перекрывании вариационных рядов изменчивости гомологичных сигналов в каждой их паре.

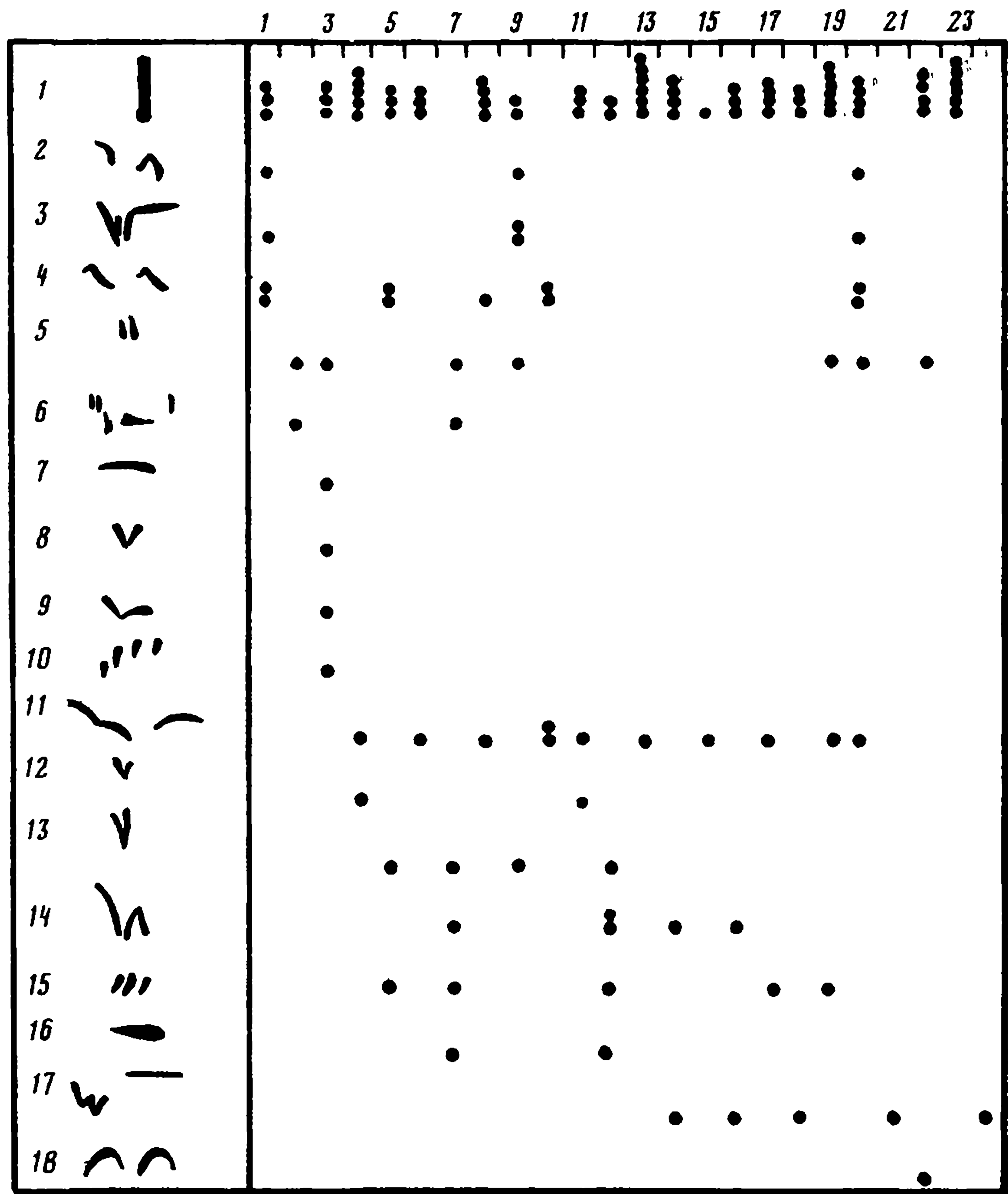


Рис. 94. Комбинаторный принцип в организации последовательностей коротких извещающих песен у черношейной каменки (анализ сплошной последовательности из 24 песен самца черношейной каменки из Центрального Копетдага)

Каждый столбец характеризует состав единичной песни. Номера последовательных песен внутри секвенции приведены в верхней части матрицы. В левой ее части дан перечень элементов, используемых данным самцом при компоновке песен. Первая строка — глухие щелчки, присутствующие в подавляющем большинстве песен, следующие строки — разнообразные ноты. Точка показывает присутствие данного элемента в данной песне

Например, серии глухих щелчков (элементарный сигнал 1) у черношейной каменки воспроизводятся и самцами, и самками во многих типах социальных взаимодействий (в частности, при территориальных конфликтах) и, кроме того, являются постоянным элементом коротких и удлиненных песен (а также подпесен — рис. 92, *г, е*), тогда как у черных каменок — это обычно лишь сигнал тревоги у гнезда или в присутствии слетков. Аналогичные различия имеют место при использовании сигнала типа 2 («храпение»). Трещание (сигнал 5) может быть включено в удлиненную песню самок белошапочной черной каменки при их конфликтах друг с другом, но ни разу не отмечено в составе таких конструкций у черношейной

каменки. Недостаток места не позволяет продолжить перечень межвидовых различий — не столь уж значительных при попарно-однозначных сопоставлениях репертуаров сигнальных средств, но имеющих всеохватывающий системный характер на уровне интегрированных поведенческих комплексов.

4.1.1Г. Сходство и различия в организации ключевых взаимодействий у черношейной и белошапочной черной каменок

Остановимся прежде всего на механизмах формирования пар у этих видов. Эта тема подробно изложена в другой работе (Панов, 1978, с. 205—209; см. также 3.1.2В). Вкратце наиболее существенные межвидовые различия в данном случае сводятся к тому, что у черношейной каменки процесс образования пар, как правило, подчиняется относительно стереотипной схеме, тогда как у белошапочной черной каменки поведение самца в этих ситуациях весьма изменчиво.

Вместе с тем один из вариантов формирования пар у белошапочной черной каменки имеет много общего со стереотипом, характерным для черношейной. Схема такого рода взаимодействий выглядит следующим образом: самец в момент появления самки на его территории принимает позу 19 (см. рис. 90) и сразу же совершает в этой позе пробежку «скользящим шагом». Далее следует длинный трепещущий полет в сторону заранее избранной самцом щели — при сохранении в полете позы 19. Оказавшись около укрытия, самец, не меняя позы, забегает в него и остается там некоторое время (максимально до 30 с). После этого самец в той же позе вылезает из отверстия (рис. 95). В момент первой встречи партнеров залезание в щель и вылезание из нее могут повторяться несколько раз подряд. Обычно в это время самка подлетает к самцу на расстояние 1—3 м. Затем самка отлетает от места демонстраций самца, а он следует в том же направлении длинным трепещущим полетом и проделывает уже описанные демонстрации около другой щели. Вся эта последовательность поведения повторяется еще несколько раз, после чего демонстрации самца прекращаются, а самка начинает кормиться.

В описанной последовательности событий вся двигательная активность самца организована в соответствии с расположением на территории демонстрируемых им пустот. Немногочисленные сближения партнеров вплотную происходят в основном по инициативе самки, которая сама регулирует приемлемую для нее дистанцию между собой и партнером.

В другом варианте формирования пары самец активно сближается с самкой, а она в большинстве случаев стремится избежать тесных контактов с самцом, улетая от него и тем самым инициируя преследование с его стороны (рис. 96,*б*). Такой модус поведения относительно редок у черношейной каменки, но представляет собой нормальное явление у черных. В результате у первого вида погони наблюдались лишь 13 раз в 18 эпизодах образования пар, а у белошапочной черной каменки они сопровождали все 8 прослеженных взаимодействий этого типа (см. подробнее 3.1.2В).

Те эпизоды формирования пар у белошапочной черной каменки, в которых погони редки (1—2 на взаимодействие), отличаются от типичных для черношейной каменки в основном лишь отсутствием длинного

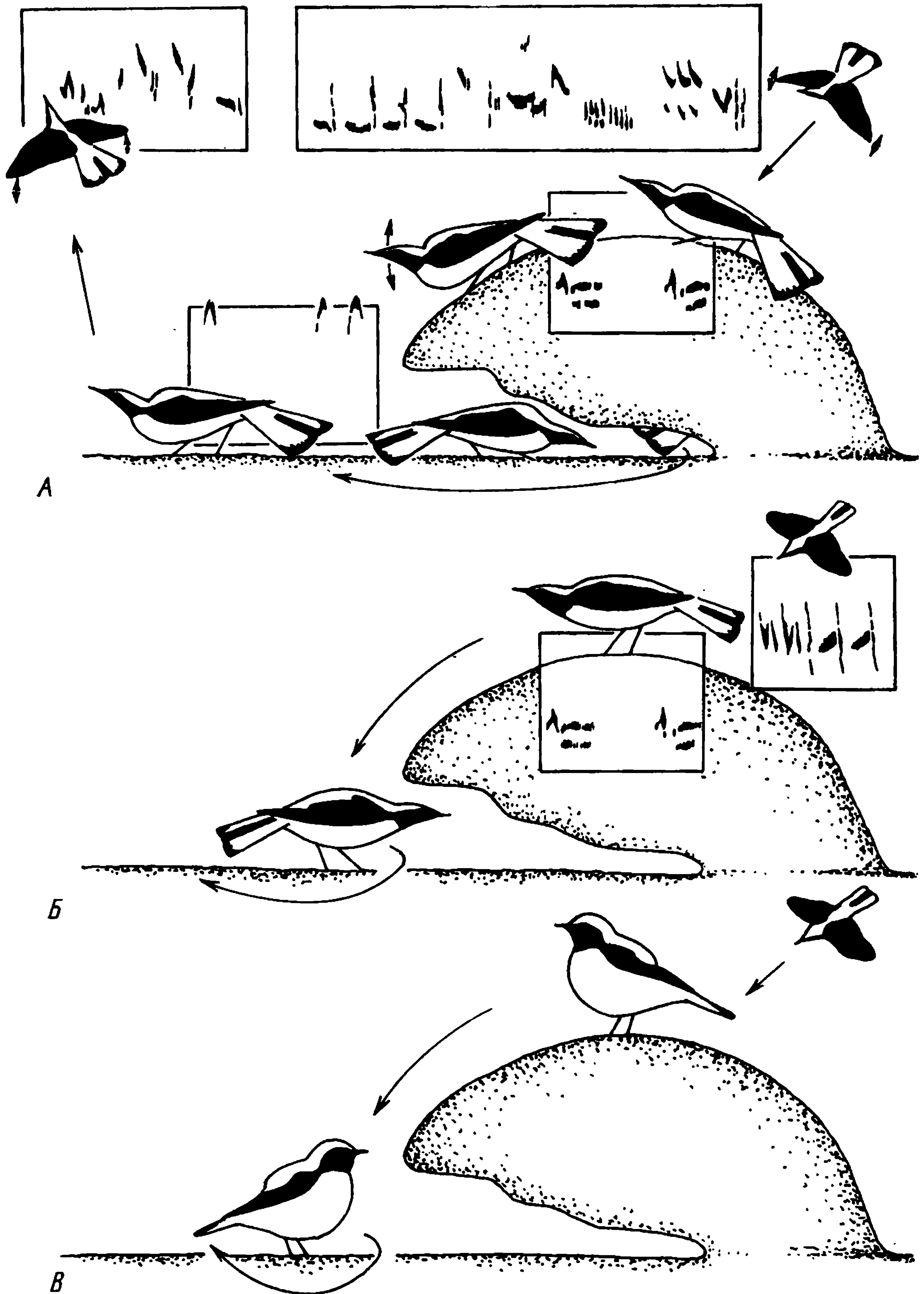


Рис. 95. Схема поведения самца черношейной каменки при первом появлении самки на его территории (*А*) и на последующих этапах консолидации пары (*Б, В*)

В момент формирования пары (*А*) самец длинным трепещущим полетом с удлиненной песней подлетает к заранее избранной щели между камнями и скрывается в ней. Залезая в укрытие и вылезая из него, самец издает цикающие звуки (сонограмма во втором ряду сверху, слева) и подобие ювенильного сигнала (сонограмма в том же ряду справа). Затем он с песней устремляется к следующему месту своих демонстраций. С течение времени самец продолжает посещать те же щели, но при этом моторика его демонстраций становится менее экспрессивной, а вокальное их сопровождение обедняется (*Б*) — вплоть до полного исчезновения акустической компоненты (*В*)

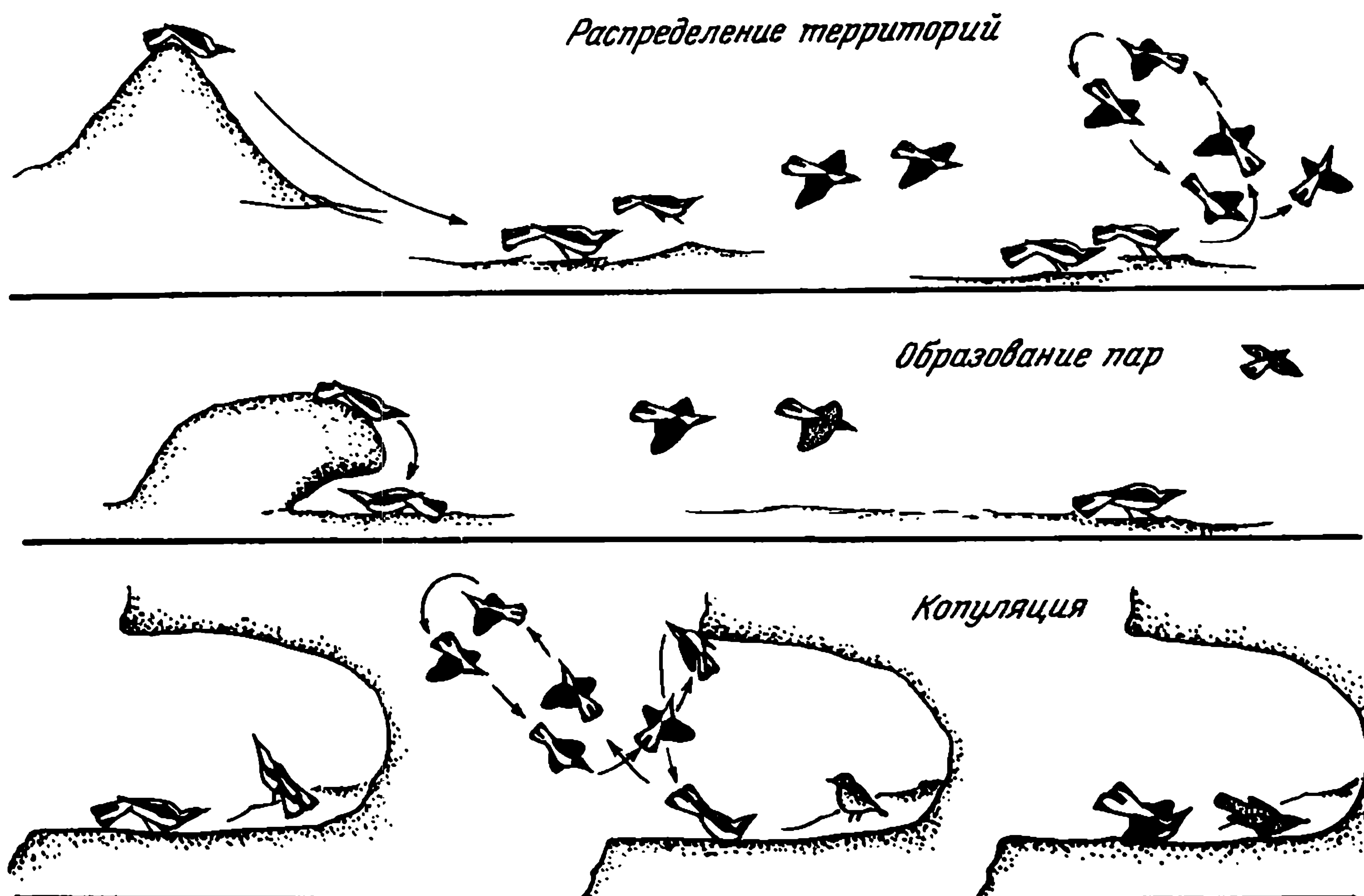


Рис. 96. Схема поведения самца Oenanthe finschii в трех типах ключевых взаимодействий

В качестве одного из основных компонентов агонистического и полового поведения выступает поза 19 (см. рис. 90) и ее варианты

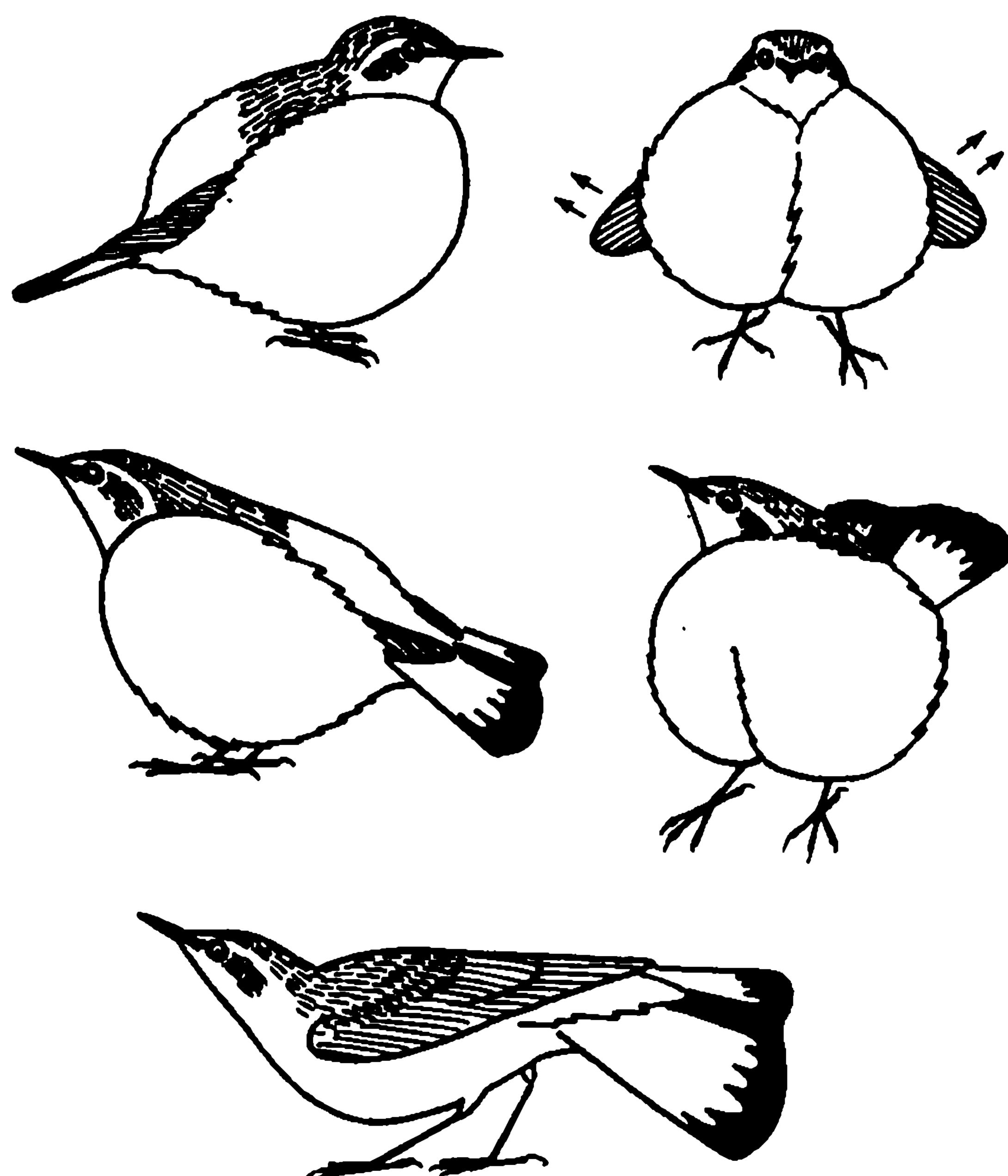


Рис. 97. Континуум поз самки Oenanthe finschii в агонистических взаимодействиях с особями того же пола и при первых посещениях территории холостого самца на стадии формирования пары

Обратить внимание на идентичность позы в нижней части рисунка позе 19 из репертуара агонистического и полового поведения самцов (см. рис. 90 и 96)

трепещущего полета[5] и меньшей двигательной активностью самца во время пребывания около щелей (своеобразное «замирание» около отверстия в позе 19, более короткие скользящие пробежки и т. д.).

У обоих видов основной тип вокализации самца при образовании пары — это удлиненная песня, воспроизводимая почти непрерывно — и на земле, и в воздухе. Нет нужды говорить, что межвидовые различия в вокализации существенно усиливают контраст даже между такими эпизодами образования пар у черношейной и у белошапочной черной каменок, которые во всех прочих отношениях не столь уже резко разнятся друг от друга.

У обоих видов самки при первом их появлении на территории холостого самца поют короткую песню типа 1, а в случае тесного сближения с самцом могут проявлять признаки агрессивности (вплоть до попытки нападения на самца). Однако в целом самки белошапочной черной каменки более пассивны, и поведение их обычно лишено элементов демонстративности — в отличие от самок черношейной каменки, которые в момент встречи с самцом принимают позу 27 (иногда также позу 19 — рис. 97) или даже совершают типичный «самцовый» полет свечой в сопровождении песни. Из других вокальных сигналов у них отмечаются серии глухих щелчков, не регистрировавшиеся в этих ситуациях у самок черных каменок (Панов, 1978, с. 115—117).

Для полноты картины рассмотрим сходство и различия между черношейной и белошапочной черной каменками во взаимодействиях при копуляции. Общая схема поведения в этих ситуациях у обоих видов едина (3.1.2В; сравни рис. 96, *в* и рис. 27), однако прослеживается и целый ряд межвидовых различий (Панов, 1978, с. 209—212). В частности, в преддверии копуляции самки черношейных каменок стремятся к пространственной изоляции от самца и держатся чрезвычайно скрытно. У самцов черношейной каменки по сравнению с самцами черной в гораздо меньшей степени выражена псевдокомфортная активность (смещенные чистки оперения, которые у самцов белошапочной черной каменки в преддверии копуляции занимают 10—20 % всего бюджета времени). Непосредственно перед демонстрациями в совокупительной нише у самцов обоих видов вокализация представляет собой секвенции однотипных коротких песен типа 1, произносимых вполголоса, с резко укороченными межпесенными интервалами. Однако сразу же после прилета в нишу эти секвенции сменяются песней выкриками у самцов белошапочной черной каменки и монотонной песней у самцов черношейной (4.1.1В).

Следует также сказать, что у белошапочной черной каменки нередки попытки клептогамии (вторжение посторонних самцов в окрестности совокупительной ниши и их попытки склонить к спариванию самку — хозяйку данной территории), тогда как у черношейной каменки с ее строжайшей системой территориальности такое поведение практически не отмечается.

[5] Самцы черных каменок перемещаются от щели к щели стремительным полетом повседневного типа.

4.1.2. Резюме: Обзор факторов репродуктивной изоляции

За два весенних сезона работы в юго-восточном Узбекистане мы зарегистрировали 66 межвидовых контактов с участием особей черношейной и черных каменок. Самцы первого вида были инициаторами 45 контактов с особями 7 видов (5 видов каменок — 43 контакта, Ammomanes deserti и Passer hispaniolensis — по одному контакту). Самцы белошапочной черной каменки инициировали 16 контактов (с 4 видами каменок — 7 контактов, с особями Phoenicurus ochruros, Cyanosylvia svecica, Monticola solitarius и Emberiza calandra — соответственно 4, 3, 1 и 1 контакт). Самки черношейной и белошапочной черной каменки инициировали всего лишь 5 контактов (3 с особями других видов каменок, 2 — с Phoenicurus ochruros).

Из указанного общего числа межвидовых контактов 34 (51,5 %) имели место между особями черношейной и белошапочной черной каменок. Из них 17 представляли собой длительные конфликты самцов, которые можно считать актами межвидовой территориальности (плюс одно взаимодействие такого типа между самками). Такое же число контактов отмечено между неконспецифическими самцами и самками этих видов, причем в 15 случаях самцы черношейной каменки активно стремились сблизиться с самками белошапочной черной каменки. Одно из этих взаимодействий (8.III 1973 г.) бесспорно имело сексуальную подоплеку: самец черношейной каменки, самка которого насиживала, упорно демонстрировал гнездовое убежище самке белошапочной черной каменки. (Последняя была в паре с конспецифическим самцом и строила гнездо в этом самом убежище.) Такое поведение вне всякого сомнения можно квалифицировать как попытку самца образовать пару с самкой другого вида.

В том же регионе в 1973 г. мы наблюдали самца, обладающего признаками промежуточной окраски между черношейной и белошапочной черной каменкой. Впервые он был отмечен на своем индивидуальном участке 7.III, а 20.III была зарегистрирована его успешная попытка образования пары с типичной самкой белошапочной черной каменки. Поведение этого самца в целом укладывалось в спектр вариаций, характерных для черных каменок. Вместе с тем в начале взаимодействия у него отмечен длинный трепещущий полет, весьма сходный с соответствующим полетом из репертуара черношейной каменки. Все сказанное позволяет предположить, что этот самец имел гибридное происхождение (O. p. capistrata×O. finschii).

В итоге мы приходим к выводу, что в зоне симпатрии черношейной и белошапочной черной каменок существуют потенциальные возможности для ограниченной гибридизации, которые практически не реализуются по тем или иным причинам. Вопрос о том, каковы причины этого, оказывается, таким образом, вполне правомерным.

4.1.2А. Экологические факторы

Черношейная каменка представляет собой вид, исходно связанный с низкогорьями, но вторично распространившийся в равнинные районы — вплоть до песчаных пустынь (Митропольский, 1968). Белошапочная черная каменка занимает широкий спектр местообитаний (см. 3.2.3А), но в целом тяготеет к низкогорьям. В юго-восточном Узбекистане по долинам небольших рек обе эти каменки гнездятся в пустотах лессовых обрывов и вдоль склонов холмов с выходами коренной породы. Белошапочные черные

каменки в момент весеннего прилета на места гнездования селятся непосредственно в пределах обширных участков обитания черношейных каменок, несмотря на активное противодействие последних. В результате черношейные каменки удерживают за собой центральные части своих участков, которые краями широко перекрываются с территориями белошапочных черных каменок. Таким образом, в этом регионе какое-либо топографическое разобщение между черношейными и черными каменками полностью отсутствует и не может служить эффективным изолирующим барьером. Сходная картина имеет место в останцовых горах пустыни Кызылкум (О. В. Митропольский, Э. Р. Фоттелер, неопубл. данные).

В отличие от всех ранее рассмотренных случаев, важным фактором репродуктивной изоляции между черношейными и белошапочной черной каменками могут оказаться резкие различия в особенностях их годовых циклов (см. 4.1.1А), проявляющиеся, в частности, в значительном несовпадении сроков начала гнездования. Разница в датах вылупления птенцов первой генерации у черношейной и черных каменок составляет не менее 20 дн. Наиболее ранние сроки регистрации черношейных каменок, доставляющих корм птенцам, приурочены в долине р. Ширабад к 19—21.III 1971 г. и 16—18.III 1973 г. В оба эти года в третьей декаде марта птенцов имели большинство пар этого вида. У белошапочной черной каменки первые птенцы отмечены здесь в 1971 г. лишь 11.IV (см. 3.2.3А, табл. 16). В том же регионе слетки черношейной каменки начали попадаться на глаза 1.IV 1971 г. (ранняя весна) и с 9.IV 1973 г. (поздняя весна), тогда как у белошапочной черной каменки слетки впервые отмечены в 1973 г. 22—25.IV (6 пар).

Второй цикл гнездования начинается у черношейных каменок в начале апреля (8.IV—1971 г.), когда самки черных каменок еще насиживают. У последних начало второго цикла размножения приурочено к концу апреля, т. е. к периоду насиживания вторых кладок у черношейных каменок. Черные каменки отлетают на зимовку в течение сентября, а в момент возвращения в юго-восточный Узбекистан во второй половине февраля застают здесь уже сформировавшиеся пары черношейных каменок. Таким образом, не только различия в сроках размножения этих видов, но и постоянство пар черношейных каменок на протяжении большей части года (см. 4.1.1) резко уменьшают возможность контактов между холостыми, сексуально активными разнополыми особями данных видов.

Разумеется, и у черношейных, и особенно у белошапочных черных каменок можно наблюдать пары, гнездящиеся позже основной массы конспецифических особей. У первого вида мы отмечали гнездостроение 13.III 1971 г. и 17.III 1973 г., т. е. в те же сроки, что и у белошапочной черной каменки (6.III—22.III). Однако, принимая во внимание ранние сроки образования пар у черношейной каменки, редкие случаи столь позднего гнездостроения у этого вида являются, очевидно, следствием потери парой своей первой кладки. Лишь однажды мы наблюдали появление холостого самца этого вида 22.III. В этот период еще довольно многочисленны были холостые самцы белошапочной черной каменки, что сводило до минимума шансы упомянутого холостого самца черношейной каменки образовать пару с самкой другого вида.

4.1.2Б. Этологические факторы

Бесспорная генеалогическая близость интересующих нас форм, позволяющая рассматривать их в качестве членов единого подрода (Панов, 1978), дает основания считать, что здесь перед нами пример минимального этологического несходства, необходимого и достаточного для поддержания надежной репродуктивной изоляции. Хотя не исключено, что она в какой-то степени обязана действию временны́х барьеров, ведущая роль этологических факторов изоляции в данном случае едва ли подлежит сомнению.

Знаменуя тот пороговый уровень, который обеспечивает возможность автономного существования двух генетических изолированных популяций в условиях симпатрии и тесной симбиотопии, различия в поведении белошапочной черной и черношейной каменок оказываются тем не менее весьма значительными. Они обнаруживаются при сопоставлении: 1) репертуаров двигательных реакций (первого и второго уровней интеграции), которые оказываются не вполне комплементарными друг другу (частичная утрата гомологий); 2) физической структуры элементарных акустических сигналов и вокальных конструкций более высоких уровней интеграции; 3) способов компоновки исходных поведенческих структур в целостные функциональные блоки; 4) способов использования гомологичных сигналов и их комплексов в коммуникативном процессе.

Иными словами, этологические различия в данном случае отнюдь не ограничиваются частными несовпадениями в структуре отдельных сигналов или их комплексов, а носят сугубо системный характер. С учетом этого какие-либо рассуждения об относительной важности той или иной категории опознавательных признаков, той или иной модальности в процессах опознавания конспецифического партнера неизбежно приобрели бы чисто спекулятивный характер. В частности, совершенно не исключено, что адекватное распознавание «своих» и «чужих» возможно в данном случае вообще в отсутствие каких-либо специализированных коммуникативных сигналов (типа извещающей песни), а просто по общему габитусу особей и по манере их повседневной локомоции, т. е. по тем же признакам, по которым распознавание этих видов осуществляется опытным наблюдателем.

Вместе с тем нельзя не отметить, что системы вокализации белошапочной черной и черношейной каменок характеризуются гораздо большим числом явных и устойчивых различий, нежели комплексы моторных реакций. Подчеркнем, что эти различия затрагивают все компоненты видоспецифической вокализации — как те, которые прямо связаны с процессами установления связей между потенциальными половыми партнерами, так и все прочие — вплоть до вокализации птенцов. Тот факт, что предсовокупительная песня рассмотренных форм различается в гораздо большей степени, нежели вокальные компоненты саморекламирования холостых самцов (короткие извещающие и удлиненные песни), противоречит гипотезе об ускоренной дивергенции комплексов гамосематического поведения по сравнению с эпигамическим. Однако, каковы бы ни были принципы дивергенции вокализации, межвидовые различия в дистантных акустических сигналах рассмотренных форм бесспорно должны выступать в качестве весьма надежного фактора при распознавании конспецифических и неконспецифических партнеров.

Не останавливаясь специально на вопросе о посткопуляционных барье-

рах, отметим лишь, что по внешней морфологии кариотипов белошапочная черная и черношейная каменки сходны как друг с другом, так и с другими представителями рода Oenanthe (2N=82, каких-либо существенных различий в морфологии аутосом или половых хромосом не обнаружено; — Панов, Булатова, 1972а; Булатова и др., 1972; Bulatova, Panov, 1973).

* * *

При общем морфобиологическом сходстве черношейной и белошапочной черной каменок между ними существует и ряд заметных различий. Они касаются общих пропорций (черношейная каменка более короткокрыла и длинонога), окраски птенцов в гнездовом наряде (однотонных у первого вида и «пестрых» у второго), степени экологической пластичности. Черношейная каменка более эвритопна и способна переносить зимовки в северных частях своего ареала. Последнее обстоятельство позволяет допустить, что заселение этими видами Передней и Средней Азии происходило не одновременно, а в периоды с разной климатической обстановкой. Все это наводит на мысль, что черношейная и белошапочная черная каменки прошли длительный путь независимого существования.

Однотипность сигнального и коммуникативного поведения черношейной каменки в зоне ее контакта с белошапочной черной каменкой и далеко за ее пределами (Закавказье, Мангышлак) может свидетельствовать об отсутствии явлений сопряженного преобразования поведения этих форм в условиях симпатрии. По всей видимости, все их основные морфологические и поведенческие особенности сформировались еще до того, как они вступили во вторичный пространственный контакт.

4.2. Малый скальный поползень Sitta neumayer Michaelles, 1830 — большой скальный поползень S. tephronota Sharpe, 1872

Эта пара видов занимает особое место в истории эволюционной этологии. Почти 40 лет тому назад американский таксономист Ч. Вори при работе с коллекционным материалом из Евразии высказал мысль, что взаимоотношения малого и большого скальных поползней могут служить ярким примером смещения экологических и этологических признаков в зоне их симпатрии (Vaurie, 1950). С тех пор и по сей день этот случай используется для иллюстрации данного принципа почти что во всех сводках и учебниках по экологии и теории эволюции.

В 1975 г. П. Грант тщательно проанализировал данные Ч. Вори, дополнив их большим количеством новых и оригинальных сведений. Результаты этих исследований привели П. Гранта к выводу, что в данном случае нет оснований говорить о смещении той группы признаков, дивергенцию которых связывали с конкурентными отношениями скальных поползней в зоне их симпатрии. «Не обнаружено явных свидетельств смещения признаков ни в отношении длины клюва, ни в отношении его ширины», — пишет автор на с. 252 (Grant, 1975) [6]. Однако, отрицая реальность уско-

[6] К сожалению, работа П. Гранта осталась неизвестной широкому кругу эволюционистов. В результате и в сравнительно новых публикациях скальные поползни продолжают рассматриваться как классический пример смещения признаков (см., например: Гриценко и др., 1983).

ренной дивергенции скальных поползней в отношении занимаемых ими экологических ниш, П. Грант привлекает принцип смещения признаков для объяснения различий между некоторыми (не всеми) симпатрическими популяциями этих видов по тем их особенностям, которые могут служить видовыми опознавательными маркерами (размеры тела и степень выраженности черной полосы через глаз).

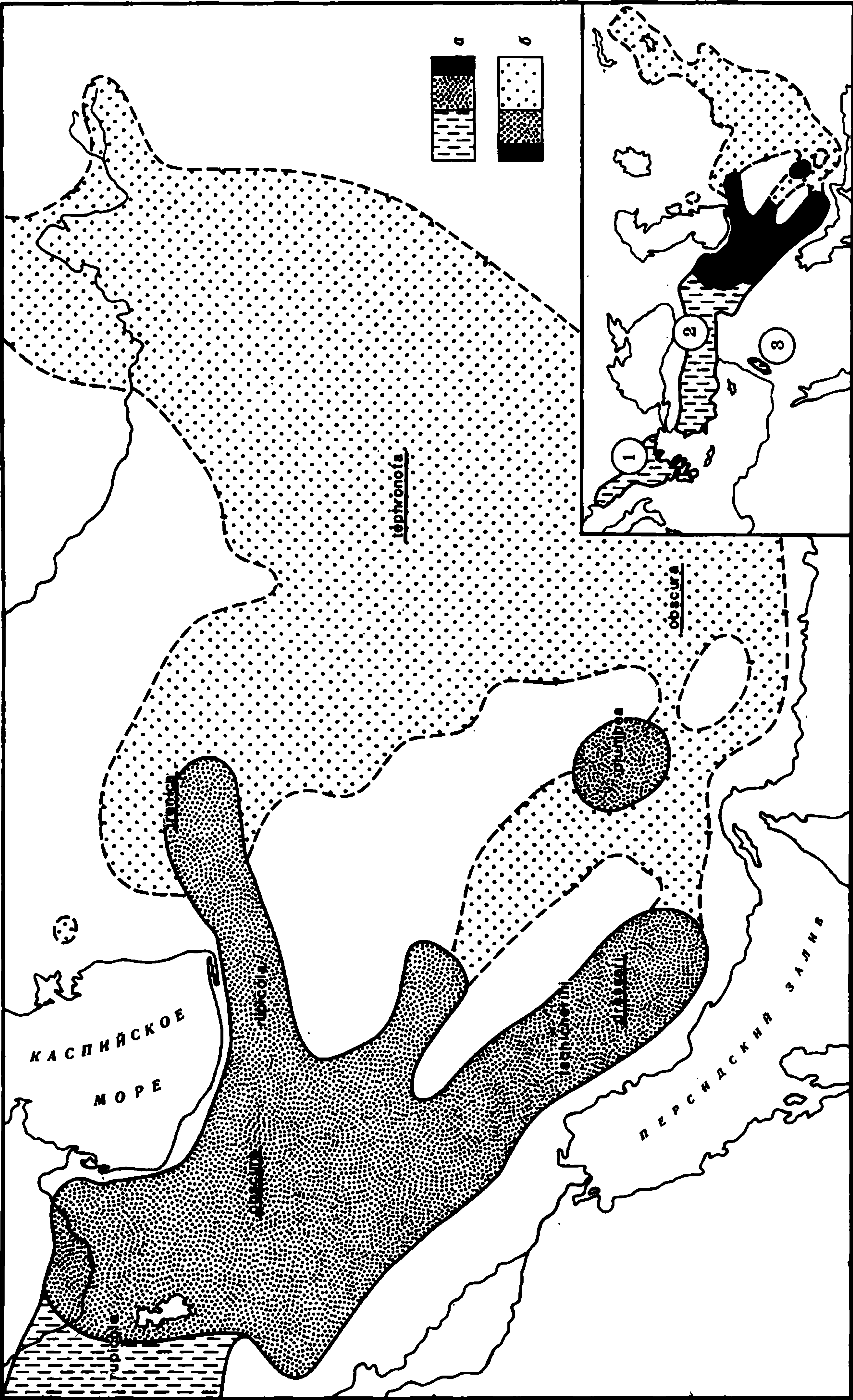
В защиту этой точки зрения П. Грант приводит немало данных этологического характера. К сожалению, он не имел возможности провести детальный сравнительно-этологический анализ популяций этих видов из аллопатрических участков их ареалов. Полученные нами данные по сравнительной этологии скальных поползней существенно меняют картину и, как мы полагаем, могут быть использованы для критического анализа той части работы П. Гранта, которая касается вопроса о смещении этологических признаков. В этом очерке мы попытаемся показать, что привлечение концепции смещения признаков для объяснения этологических взаимоотношений малого и большого скальных поползней по меньшей мере спорно.

4.2.1. Фенотипический облик аллопатрических и симпатрических популяций малого и большого скальных поползней

Ареал малого скального поползня простирается от восточного побережья Адриатического моря до юго-восточного Прикаспия, ареал большого скального поползня — от Закавказья до Тянь-Шаня. Область симпатрии охватывает восточное Закавказье и значительную часть западного (Загрос) и северного (Эльбурс) Ирана. Оба вида обитают совместно также в массиве Кирман, где локализован изолированный участок ареала малого скального поползня (рис. 98).

Оба вида подвержены заметной географической изменчивости (клинального характера), позволяющей выделять до 6 географических рас у малого скального поползня и до 4 — у большого (по вопросу о числе рас до сих пор не существует единства мнений). Обычно указывают на резкие различия в фенотипах того и другого вида в зоне симпатрии, особо подчеркивая при этом фенотипическое сходство аллопатрических популяций.

Однако в действительности и эти последние обладают несомненными устойчивыми различиями. Масса тела S. neumayer с Балканского полуострова составляет 32,1±0,85 г (Grant, 1975), масса S. tephronota из Казахстана — 36,08±0,90 г (Долгушин и др., 1972). Различия достоверны ($P<0{,}01$), разница в абсолютных значениях превышает 10 % от средней массы особей каждого вида. Поскольку длина конечностей хорошо коррелирует с массой, примерно такой же уровень различий между крайне западными популяциями S. neumayer и крайне восточными S. tephronota выявляются при сопоставлении длины крыла (80,2±0,5 и 87,5±0,3 мм) и цевки (22,7±0,2 и 24,1±0,4 мм, соответственно; в обоих случаях данные по взрослым самцам; см.: Grant, 1975). Различия в общих размерах особей отражаются и на величине яиц. Для S. neumayer из европейской части его ареала средние по размерам яиц, по данным разных авторов, составляют 20,60—21,10×15,25—15,37 мм (Makatsch, 1976), для S. tephronota из Туркмении и северо-восточного Ирана — 21,70×16,69 мм ($n=42$; по данным: Зарудный, 1896, 1900).


a
б
1
2
3
tephronota
obscura
КАСПИЙСКОЕ
МОРЕ
ПЕРСИДСКИЙ ЗАЛИВ

Аллопатрические популяции хорошо различаются и по окраске. У большого скального поползня мантия выглядит более тусклой, кроющие уха палевые, внешние рулевые (особенно в двух крайних их парах) двухцветные, так что сочетание серого и палевого цветов дает характерный рисунок (см. рис. 100). Малый скальный поползень имеет более темную мантию, беловатые кроющие уха и почти одноцветно-серые наружные рулевые (птицы в гнездовом наряде по окраске кроющих уха и рулевых отчасти приближаются к S. tephronota).

Обычно указывают на сходство аллопатрических neumayer и tephronota в плане развития черной полосы, идущей через глаз к плечам. Как показал П. Грант (Grant, 1975), эта полоса у крайне восточных популяций tephronota действительно лишь незначительно длиннее, чем у крайне западных популяций neumayer (в среднем соответственно 32 и 28 мм). Но при этом общая площадь, занятая черным в области головы, у первого вида почти вдвое больше, чем у второго ($125{,}5 \pm 18{,}2$ и $77{,}8 \pm 5{,}2$ мм^2; $P<0{,}05$; данные только по самцам; см.: Grant, 1975, s. 256).

Таким образом нетрудно видеть, что уровень морфологических различий между аллопатрическими популяциями двух видов скальных поползней находится, в общем, в таких пределах, которые отражают стандартную степень различий между хорошими симпатрическими видами , не гибридизирующими друг с другом или гибридизирующими крайне эпизодически (вспомним, например, виды родов Alauda, Acrocephalus, Hippolais).

Если теперь от сопоставления аллопатрических популяций перейти к сравнению симпатрических, то и тут реальная картина во многом отличается от изображаемой в ряде известных публикаций (например, в работах: Vaurie, 1950, 1951; Степанян, 1983). В этих и в ряде других работ, направленных на верификацию принципа смещения признаков, внимание фиксируется на тех симпатрических популяциях, различия между которыми бесспорно превышают различия между аллопатрическими популяциями. Таковы популяции из Загроса и Кирмана (обозначаемые под №№ 8—10 в работе П. Гранта) и популяции из северо-западного Ирана (№ 7) и советского Закавказья (рис. 99). Во всех этих регионах морфологический хиатус между neumayer и tephronota бесспорно увеличивается, хотя и не обязательно по принципу смещения признаков (подробное обсуждение возможных причин увеличения морфологического разрыва см.: Grant, 1975 и ниже — 4.2.3Б).

Следует, однако, подчеркнуть, что наряду с только что упомянутыми существуют и другие зоны контакта, в которых морфологический хиатус между neumayer и tephronota не только не увеличивается (по сравнению с хиатусом для аллопатрических популяций), но явным образом уменьшается. Такая ситуация имеет место в восточных районах Эльбурса и в смежных горных массивах (рис. 99), где популяции neumayer, морфо-

←

Рис. 98. Ареалы Sitta neumayer (*а*) и S. tephronota (*б*)

Зоны симпатрии зачернены. Названия подвидов S. tephoronota подчеркнуты. Подвиды S. neumayer на врезке: *1* — neumayer; *2* — zarudnyi; *3* — syriaca. По: Grant, 1975, с изменениями

[7] Л. С. Степанян (1983) относит большого и малого скальных поползней к категории видов-двойников, но при этом впадает в явное противоречие, ибо постоянно подчеркивает резкий морфологический хиатус между ними.

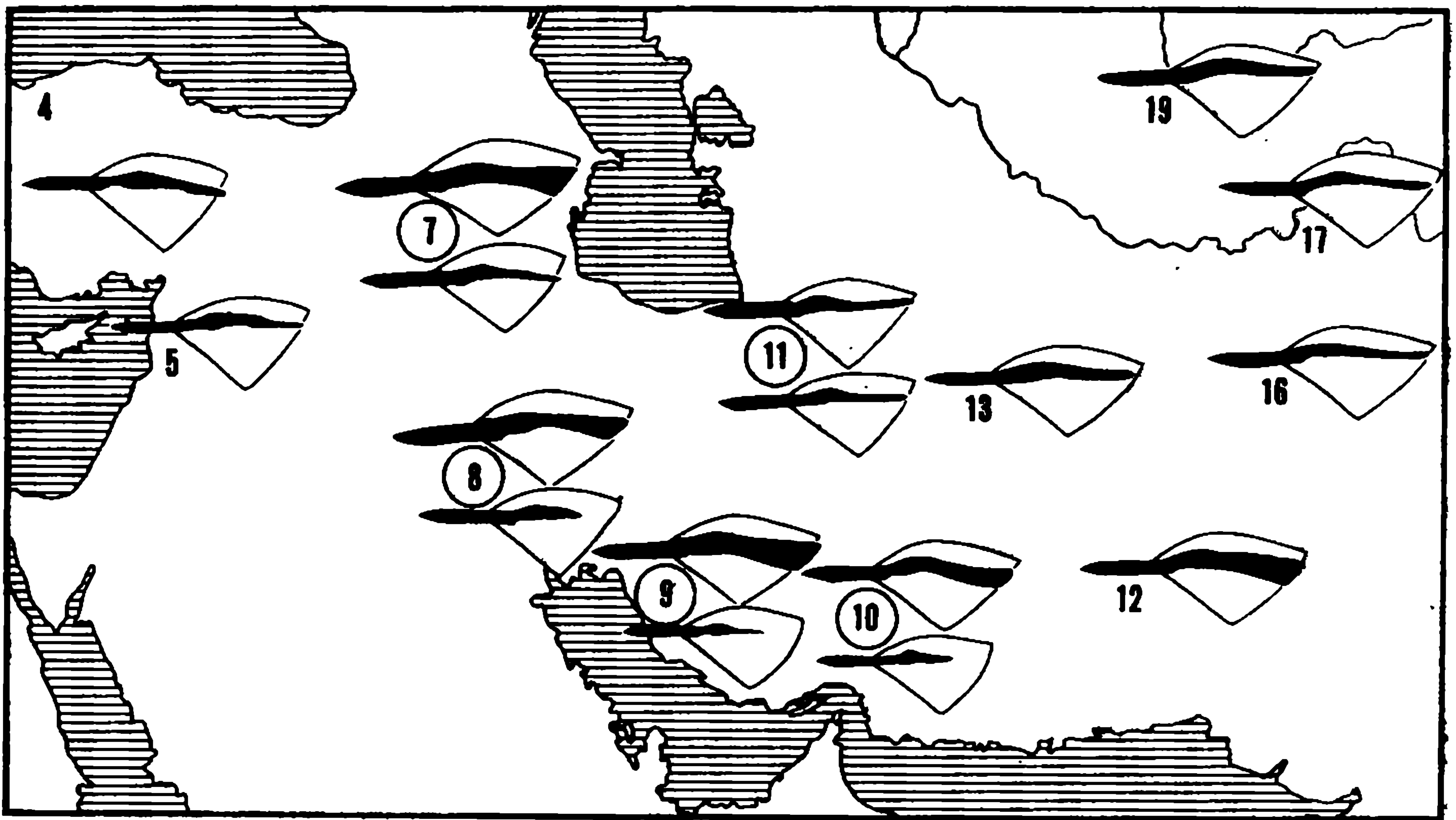


Рис. 99. Географическая изменчивость некоторых признаков (общие размеры, величина клюва, степень развития лицевого рисунка) в аллопатрических и симпатрических популяциях скальных поползней

4 и *5, 7—11* внизу — Sitta neumayer; *12—19* и *7—11* вверху — S. tephronota. Номера популяций — из: Grant, 1975 (номера смешанных популяций из зон симпатрии обведены). Средние значения трех признаков для самцов (длина крыла в мм; длина полосы через глаз в мм; площадь этой полосы) для обозначенных на рисунке популяций приведены ниже в скобках после номеров популяций. S. neumayer: *4* (79 — 25 — 51); *5* (79,5 — 22 — 85); *7* (79 — 21 — 64); *8* (78 — 11 — 25,5); *9* (76 — 11 — 17); *10* (77 — 11 — 21); *11* (79 — 20 — 50). S. tephronota: *7* (93 — 32 — 168); *8* (94 — 29 — 168); *9* (91 — 31 — 185,5); *10* (91 — 28 — 149); *11* (84 — 28 — 92); *12* (90 — 32,5 — 178); *13* (87 — 27 — 128); *16* (87 — 28 — 110); *17* (87 — 24 — 103); *19* (86 — 30 — 125,5). Обратите внимание на нерегулярный характер изменчивости в аллопатрических популяциях S. tephronota. По материалам из: Grant, 1975

логически очень близкие популяциям этого вида из западной Европы, оказываются симпатричными с расой S. tephronota iranica, отличающейся наиболее мелкими размерами (Бутурлин, 1907, 1916) [8]. Реальные свидетельства конвергенции признаков neumayer и tephronota в юго-восточном Прикаспии содержатся в ряде работ (Dunajewski, 1934; Grant, 1975; см. также Erard, Etchecopar, 1970). Обсуждая ситуацию в зоне симпатрии на севере Ирана (Эльбурс, регион № 11), П. Грант специально подчеркивает, что морфологическое сходство малого и большого скального поползней в этом регионе создает предпосылки для ошибок в опознавании себе подобных и для межвидовой гибридизации (Grant, 1975, с. 318).

На возможность трансгрессии признаков neumayer и tephronota уже указывалось ранее (см.: Зарудный, 1900, с. 201 относительно особей, промежуточных между названными видами по окраске рулевых). Послед-

---

По данным этого автора, длина крыла названной формы колеблется от 79 до 83 мм, по данным А. Дунаевского (Dunajewski, 1934) — от 79 до 88 мм. Длина крыла двух экземпляров, добытых нами 25.IX 1985 г. в лессовом каньоне р. Сумбар на крайнем юго-западе Туркмении (пос. Шарлавук), составляла 79,0 и 79,5 мм. По степени развития черной полосы через глаз оба экземпляра близко соответствовали малым скальным поползням (neumayer) из Закавказья, по окраске ушных партий и хвоста были типичные tephronota. Следует заметить, что в исследованных Ч. Вори и П. Грантом выборках из участков ареала tephronota восточнее 58° в. д. (меридиан Ашхабада) не было ни одного экземпляра с крылом короче 83 мм.

ний признак является, вероятно, наиболее ценным в плане диагностики видовой принадлежности особей и мог бы быть использован для анализа фенотипического состава популяций из зоны симпатрии в восточном Эльбурсе, где реально ожидать гибридизации между большим и малым скальными поползнями. К сожалению, эта зона контакта в настоящее время оказывается практически неизученной. Из всего обширного региона, обозначенного в работе П. Гранта под № 11 и охватывающего хребты Эльбурс, Аладаг и их предгорья (не менее 600 км по широте), в распоряжении этого автора было 20 особей S. neumayer и только 4 (!) экземпляра S. tephronota.

4.2.2. Сравнительный анализ поведения малого и большого скальных поползней

4.2.2А. Общая схема социального поведения

Множество косвенных данных свидетельствует об оседлости обоих видов. Прямым подтверждением этому служат результаты мечения птиц в юго-западном Иране (ссылка на материалы L. Cornwallis в работе: Grant, 1975). Скальным поползням свойственна развитая территориальность. Территория охраняется обоими членами пары (преимущественно — самцом) на протяжении всего года.

Утилизируемый парой участок охватывает значительную площадь (у малого скального поползня до 1500—2500 кв. м; Адамян, 1965). При столь обширных размерах своего участка пара не в состоянии контролировать весь его периметр. Отсутствие строго регламентированных границ приводит к частичному перекрыванию участков обитания соседних пар. Именно в этих местах в основном и происходят немногочисленные территориальные конфликты (см. ниже).

По мнению М. С. Адамяна (1965), участок обитания малого скального поползня включает в себя пространственно разграниченные гнездовую и кормовую территории. Функциональным центром гнездовой территории и всего участка обитания служит гнездовая камера, используемая парой по нескольку лет кряду (Рустамов, 1958, с. 226). В зимние месяцы оба члена пары ночуют в гнездовой камере (Попов, 1959), а с наступлением весны обмазывают ее новыми слоями глины, расширяют примыкающее к скале основание и декорируют стенки камеры и субстрат вокруг нее. Ежегодный ремонт и достройки гнездовой камеры приводят к тому, что со временем ее масса достигает 3—4 кг; изредка встречаются гнездовые убежища весом до 18 кг (данные по большому скальному поползню: Зарудный, 1896; Попов 1959). Со временем к старой гнездовой камере может быть пристроена новая. Нередко встречаются целые гроздья гнездовых камер (по 3—4, изредка до 10); из которых лишь одна функционирует в данный момент, а прочие заброшены.

Гнездовая камера служит центром сердцевинной зоны участка, которая охраняется от пришельцев особенно активно. Последние подвергаются здесь свирепым нападениям самца-хозяина. Залет в сердцевинную зону соседнего участка может закончиться для нарушителя ее границы гибелью. М. С. Адамян описывает эпизод, в котором пришлый самец был заклеван хозяином гнездовой территории досмерти. В этой связи уместно упомянуть, что гнездовые камеры соседствующих пар обычно располагаются на значительном расстоянии друг от друга (140—350 м для малого скального поползня; Адамян, 1965). Судя по нашим наблюдениям, террито-

риальные конфликты за пределами сердцевинной зоны — на кормовой территории и в периферических зонах участка обитания — очень редко приводят к прямым столкновениям и дракам. Эти конфликты, в которых могут одновременно принимать участие и самцы, и самки из соседствующих пар, носят обычно характер взаимного самореклaмирования и песенных дуэлей.

Единство пары поддерживается на протяжении всего года. Совершая маршруты в пределах своего обширного участка, самец и самка обычно держатся неподалеку друг от друга. В период гнездования партнеры, даже оказавшись на значительном расстоянии друг от друга — вне сферы взаимной видимости, постоянно поддерживают акустическую связь. Одним из характерных модусов поддержания дистантной связи служат своеобразные антифональные дуэты, в ходе которых секвенции вокальных сигналов самки следуют непосредственно за песней самца, являясь как бы органическим ее продолжением (см. 4.2.2В).

Подготовка гнездовой камеры к очередному циклу гнездования, как и постройка новой, осуществляется силами обоих партнеров. В обязанности самца входит сооружение (или подновление) наружных стенок, вылепляемых из глины в смеси со слюной; обмазывание поверхности и летка гнездовой камеры слизью раздавленных гусениц (Адамян, 1965, с. 159); инкрустирование наружных стенок трупами насекомых, шерстью и перьями, а также украшение скальных стенок вокруг камеры, например, крупными перьями, втыкаемыми в щели между камнями. Самка заменяет старую подстилку новой или же, если гнездовая камера строится заново, сооружает внутри нее свежее гнездо. Насиживает только самка. Самец кормит ее в гнезде и сопровождает во время прогулок по территории в промежутках между периодами насиживания. Выкармливают птенцов оба родителя. Пары большого скального поползня после вылета птенцов нередко приступают ко второму циклу гнездования. Для второй кладки может использоваться та же гнездовая камера, что и для первой (Попов, 1959).

4.2.2Б. Моторика коммуникативного поведения как генератор оптических сигналов

Комплексы моторного поведения, используемые в социальных взаимодействиях, могут быть описаны через комбинаторику нескольких элементарных двигательных и вегетативных реакций. Специфика той или иной «позы» (первый уровень интеграции сигналов) определяется положением туловища относительно горизонтали (под углом кверху, параллельно субстрату; наклон вперед, так что грудь касается земли); положением головы и хвоста относительно туловища (расположены по линии тела; приподняты над уровнем туловища); положением и движениями крыльев (сложены над хвостом; приспущены; проделывают судорожные движения в стороны или вверх). Основные, в той или иной степени «фиксированные» комбинации названных элементов показаны на рис. 100. Среди других элементарных двигательных актов (ЭДА), которые сопутствуют (с разной частотой) тем или иным из изображенных поз, назовем: 1) многократные «приседания» и поклоны; 2) «смещенное» долбление субстрата клювом; 3) замедленные движения головой (обычно в горизонтальной плоскости, реже — вращения в вертикальной плоскости); 4) приоткрывание клюва (без вокализации); 5) слабое разведение рулевых в стороны (импульсивное и многократное либо фиксированное на короткое время); 6) короткое

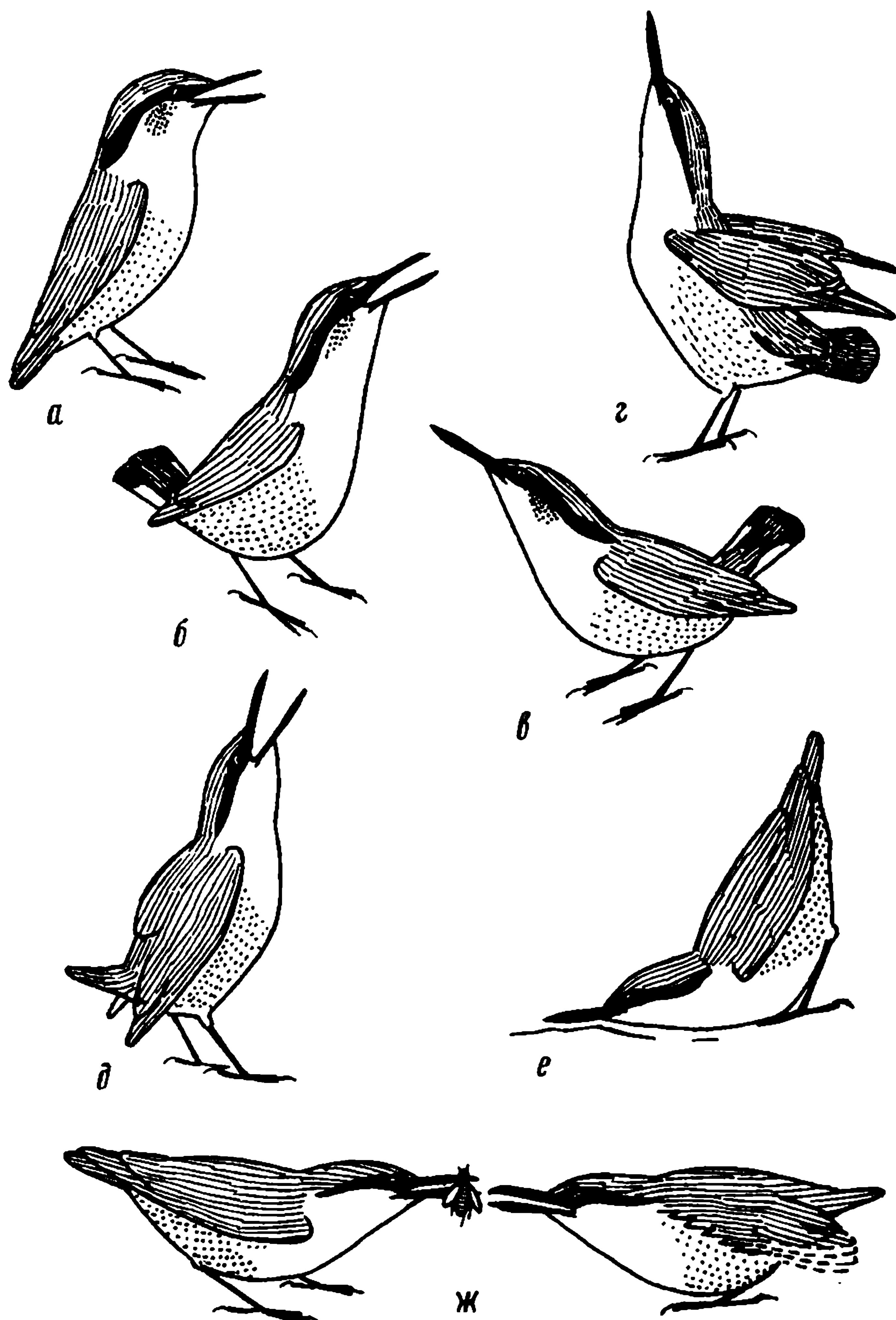


Рис. 100. Некоторые поведенческие реакции скальных поползней (*а—в* — Sitta tephronota; *г—ж* — S. neumayer). Все варианты реакций свойственны обоим видам

а — поза поющей птицы; *б, в* — фрагменты из континуума поз, используемых в агонистических взаимодействиях умеренной напряженности; *г, д* — реакция пришельца, оказавшегося в районе гнездовой камеры (в позе «*д*» самец издает трель); *е* — поза птицы, испытывающей страх перед оппонентом; *ж* — кормление самцом самки. Оригинал

трепетание приспущенными крыльями. Среди вегетативных реакций, определяющих контур тела, наиболее характерны: 1) плотно прижатое оперение головы и 2) слегка приподнятые контурные перья спины.

Говоря о конструкциях первого уровня интеграции оптических сигналов, следует подчеркнуть своего рода «эфемерность» почти всех поз, строящихся на различных сочетаниях перечисленных элементов. Отсутствие у большинства поз выраженных черт «демонстративности» обязано, по-существу, двум обстоятельствам. Во-первых, «сигнальные» позы скальных поползней лишены таких броских ингредиентов, как, например, расставленные в стороны крылья или развернутый веером хвост. Во-вторых, почти

все они (за исключением, может быть, позы *е* на рис. 100) мимолетны и в реальных последовательностях поведения чередуются с калейдоскопической быстротой.

Эти реальные последовательности (конструкции второго и третьего уровней интеграции поведения) включают в себя, помимо континуально связанных друг с другом «поз», многочисленные локомоторные акты — перемещения по субстрату и перелеты. Почти все локомоции, которые используются поползнями в социальных взаимодействиях, ничем не отличаются от соответствующих актов из ансамблей повседневного поведения. Можно назвать лишь один тип локомоции, обладающий некоторыми чертами «демонстративности». Это слегка замедленный, «нестойкий» полет над самой землей, с неожиданными изменениями направления в горизонтальной плоскости; временами машущий полет сменяется коротким планированием на расправленных крыльях.

Агонистические взаимодействия в местах соприкосновения или перекрывания участков соседних пар складываются в основном из беспорядочных перелетов птиц друг за другом. В момент посадки участники конфликта перемещаются друг подле друга короткими скачками, приседают и кланяются, иногда слегка задирают голову и приподнимают хвост. В резком контрасте с бедностью репертуара «демонстративных поз» находится обилие вокальной продукции, включающей подчас чуть ли не весь лексикон вида. Что касается наиболее броских демонстраций (рис. 100, *г, д*), то их, как правило, можно наблюдать лишь в искусственно созданных ситуациях, например, при подстановке чучела (Grant, 1975) или живой птицы в клетке в окрестности функционирующего гнезда.

За многие годы работы мы ни разу не наблюдали какой-либо особой церемонии формирования пар. Взаимодействия, которым можно было бы приписать названную функцию, мало чем отличались по репертуару используемых движений от описанных выше агонистических контактов. При единственной наблюдавшейся нами попытке копуляции (S. neumayer, Нахичеванская АССР, 31.III 1975 г.) самец проделал низко над землей уже описанный замедленный полет (в сопровождении вокального сигнала 1: «цик ... цик ...»; см. ниже) и сел на спину самке, которая отвергла попытку самца покрыть ее.

В итоге можно сказать, что моторика коммуникативного поведения скальных поползней выглядит как несколько более нервозная и хаотическая версия повседневного поведения (см. также: Grant, 1975, с. 290, 299). Можно предположить, что наблюдаемая скудость экстравагантных форм поведения и эмоционально насыщенных взаимодействий обязана высокой стабильности социальной среды в пределах дема. Причина такой стабильности — постоянство брачных пар, удерживающих свое единство из года в год, а также устойчивость территориальной структуры, организованной вокруг высоко преемственных убежищ для ночевок и гнездования.

Имеющиеся в нашем распоряжении данные позволяют прийти к выводу, что комплексы моторики сигнального поведения у большого и малого скальных поползней в качественном отношении можно считать идентичными. К такому же заключению пришел и П. Грант (Grant, 1975), сопоставивший агонистическое поведение двух видов в экспериментах с подстановкой чучел.

4.2.2В. Акустическая сигнализация

Репертуар базовых акустических сигналов у обоих видов складывается их трех категорий звуков: импульсных, широкополосных и тоновых. Это деление в известном смысле условно, поскольку звуки, относящиеся к разным классам, могут быть связаны промежуточными вариантами либо формируют комбинированные конструкции.

I. Среди базовых элементов импульсной природы по особенностям звучания мы выделяем два основных, различающихся прежде всего по характеру частотного заполнения:

А. «Звонкий щелчок», звучащий наподобие «цик» или «чик» (базовый сигнал 1). В большинстве случаев кривая частотной модуляции имеет л-образную форму с концентрацией основной энергии в восходящей ветви. Характер частотной модуляции и распределения энергии может варьировать. Изменчивость (наблюдаемая даже в пределах репертуара одной и той же особи) затрагивает степень крутизны переднего фронта и значения частотной модуляции в высокочастотной области (например, из л-образной кривая частотной модуляции переходит в N-образную, и т. д. — см. рис. 101, *а—в*). Иногда два импульса, быстро следующих друг за другом, формируют единую базовую конструкцию.

Характер следования этих сигналов во многом зависит от контекста. Одиночные посылки, воспроизводимые нерегулярно и с большими паузами, сопровождают самые разные формы повседневной и социальной активности (см. выше). В этом воплощении сигнал 1 может рассматриваться в качестве наиболее употребительной видоспецифической позывки. При нарастании возбуждения одиночные посылки объединяются в короткие серии, следующие друг за другом (или вперемежку с одиночными импульсами) с нерегулярно меняющимися по длине паузами. Секвенции такого типа характерны для состояния ориентировочной реакции. При резких изменениях во внешней обстановке (например, при обнаружении поползнем потенциального хищника), многократно повторяемые импульсные сигналы сливаются в сплошную трель (рис. 101, *а—в*). Это типичный компонент поведения при высоких эмоциональных нагрузках (тревога, напряженный территориальный конфликт и т. д.), а не песня, как считает П. Грант (см. цитированную работу, Fig. 19, *A*). Впрочем, базовый сигнал 1 в некоторых случаях может использоваться и как исходный материал (нота) для построения песни. В таких конструкциях импульсные посылки континуально переходят в тоновые (рис. 103, *е*, песня самки).

У малого скального поползня частотное заполнение базового сигнала 1 занимает область от 2 (в трелях — от 3) до 6—6,5 кГц, а максимальная энергия сосредоточена в зоне 4—5 (5,5) кГц. У большого скального поползня спектр сигнала в целом — 2—5 кГц, зона максимальной энергии — 3—4 кГц. В целом, как можно видеть, рассмотренная группа сигналов занимает у малого скального поползня более высокочастотную область, при разнице между видами порядка 1 кГц. У большого скального поползня все эти сигналы обычно лишены звонкого «металлического» звучания, а трель в некоторых случаях воспринимается как своеобразное «рычание» (рис. 101, *г*).

Б. «Квохтание» (базовый сигнал 2 — рис. 101, *д, е*). По структуре этот звук сходен с одиночным импульсом «звонкого щелчка», но занимает более низкочастотную зону спектра (нижняя граница составляет около 1 кГц для большого скального поползня и около 2 кГц — для малого).

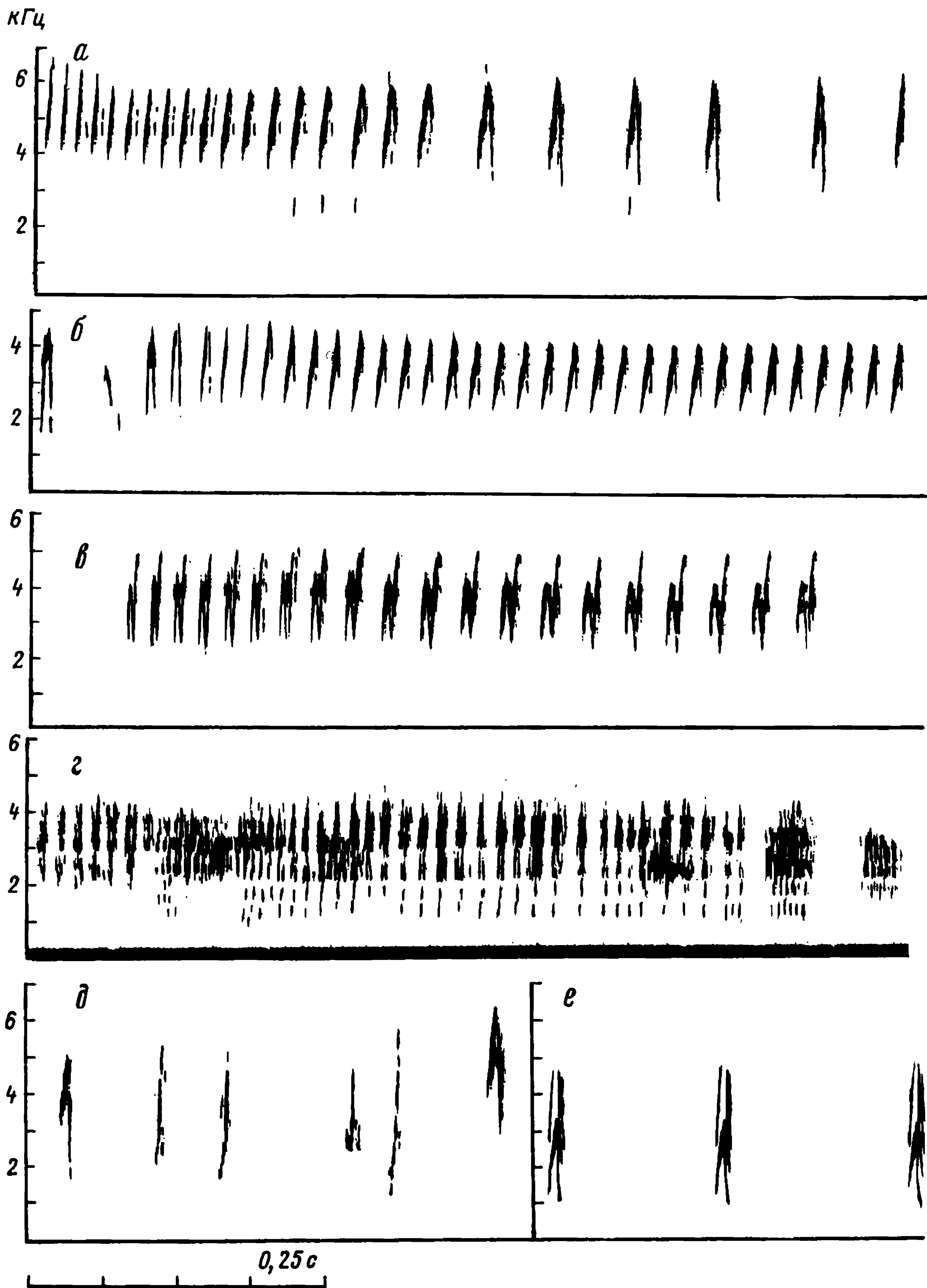


Рис. 101. Вокализация скальных поползней. Импульсные сигналы (*а, д* — Sitta neumayer, *б—г, е* — S. tephronota)

а—г — разные варианты трелей (*г* — «рычание»); *д, е* — «квохтанье». В позициях *а* и *б* показаны переходы между базовым сигналом 1 и трелями, в позиции *д* — между тем же сигналом и «квохтаньем» (*а, г* — Нахичеванская АССР, *б, в, е* — центральный Копетдаг; *д* — окрестности Баку)

В некоторых сигналах этого типа у первого вида хорошо выражена гармоническая структура (рис. 103, *д*). У обоих видов базовый сигнал 2 используется в составе сравнительно коротких серий (порядка 5—10 посылок кряду), внутри которых отдельные посылки разделены значительными паузами. Такой тип вокализации наблюдается в различных социальных контекстах, предполагающих умеренный уровень активации. Типичный пример — встреча членов пары после долгого отсутствия одного из них.

II. В группе широкополосных звуков мы условно выделяем два типа базовых сигналов, которые могут быть связаны друг с другом серией промежуточных вариантов. Кроме того, присутствие в ряде таких сигналов выраженной гармонической структуры сближает их с группой тоновых элементов.

А. «Шипение» (базовый сигнал 3). Сигналы этого типа являются либо типично шумовыми с более равномерным заполнением (рис. 102, *а, б*), либо широкополосными с несколькими зонами концентрации энергии (рис. 102, *в, г*). Внутренняя структура может изменяться в одной серии посылок, так что часть из них представлена звуками шумовой природы, тогда как в других явственно прослеживается переход к тоновым гармоническим звукам (рис. 102, *б*). Отметим также, что сигнал «шипение» может включать в себя в качестве начального звена импульсную посылку типа «звонкого щелчка» (рис. 102, *а*).

У обоих видов базовые сигналы 3 используются при социальных взаимодействиях самых различных типов (как агонистического, так и сексуального характера). Малое число фонограмм с записями этого сигнала не позволяет дать законченное сопоставление их частотных характеристик у малого и большого скальных поползней. Однако, по предварительным данным, картина здесь та же, что и при сравнении импульсных сигналов: у малого скального поползня шипение занимает более высокочастотные зоны спектра (сравни рис. 102, позиции *а* и *б*), что хорошо видно и из материалов, приводимых П. Грантом (Grant, 1975; Fig. 19, O).

Б. «Сипение» (базовый сигнал 4 — рис. 103, *б, в*). Сигнал по звучанию сходен с предыдущим, но отличается от него характером распределения энергии, максимум которой приходится лишь на одну из гармоник (доминантная частота обычно совпадает с основной — рис. 102, *в*). По частотным характеристикам сигналы сходны у обоих видов. «Сипение» чаще всего можно слышать при встрече половых партнеров около гнездовой камеры или непосредственно в гнезде.

III. В группе тоновых сигналов мы выделяем два типа.

А. Громкий свист. Воспроизводится обычно в виде одиночной посылки или очень короткой серии посылок. По звучанию сходен у обоих видов (рис. 103, *ж, з*). Какая-либо связь с контекстом не обнаружена. По существу, громкий свист представляет собой, по всей видимости, нечто вроде незавершенной песни.

Б. Песня. У обоих видов характеризуется четкой ритмической организацией, представляя собой многократное повторение одного тонового элемента (либо плотной пачки из 2—3 элементов — рис. 104, *е, м*) с равномерными паузами между ними. Исходные элементы (ноты) могут иметь разный характер частотной модуляции: с резким ее подъемом или падением от начала к концу посылки, с падением и последующим подъемом и т. д. (рис. 104). В репертуаре одного самца бывает минимум до 4 разных вариантов песен (рис. 103, *а—г*). Многократное исполнение одного варианта сменяется исполнением другого, затем третьего. Поют особи обоих полов. Песня самца и самки в дуэтном исполнении служит важным сред-

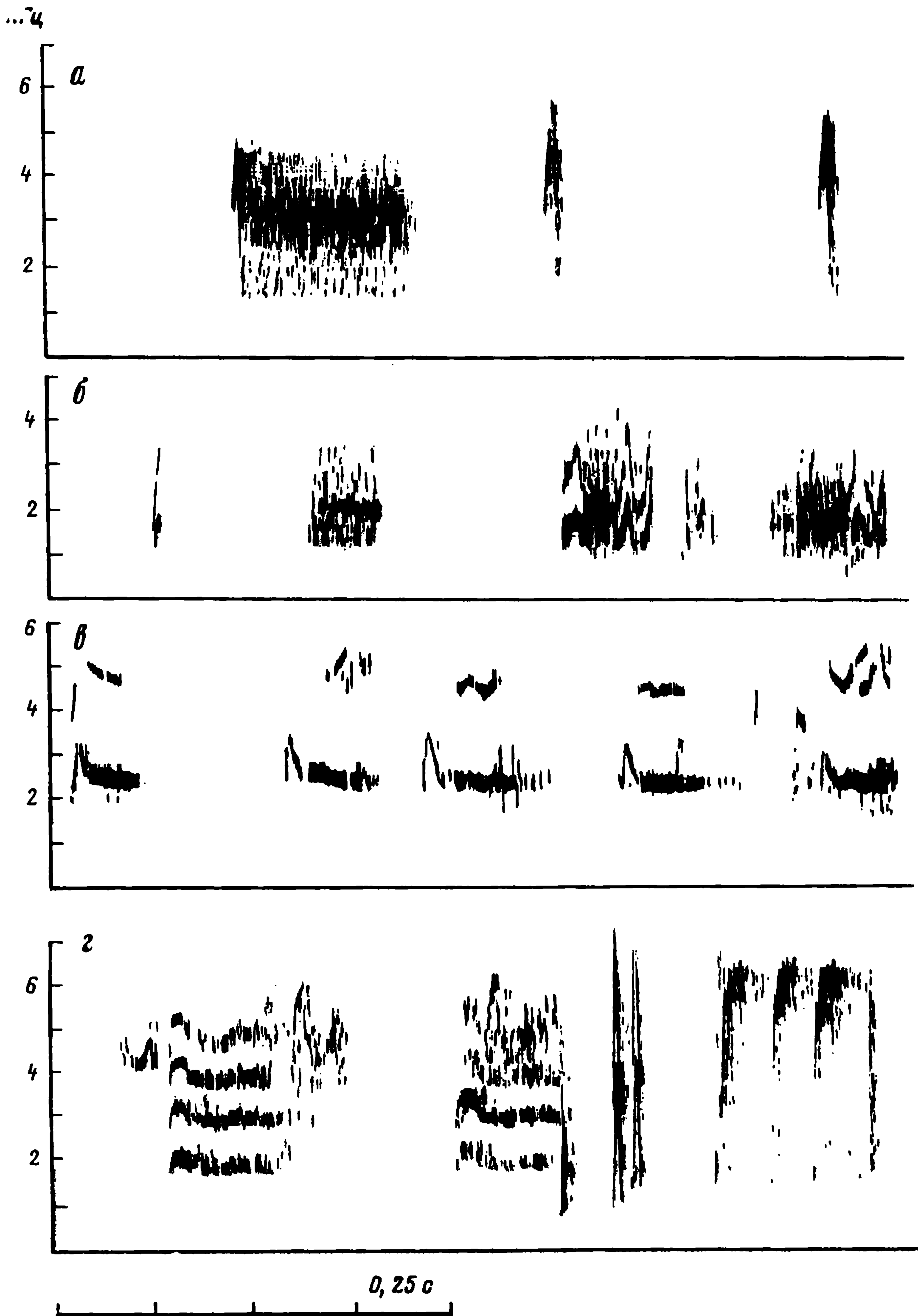


Рис. 102. Вокализация скальных поползней. Широкополосные сигналы (*а* — Sitta neumayer, *б—г* — S. tephronota)

а, б — «шипение» *в, г* — «сипение» (*а* — окрестности Баку, *б* — Копетдаг, *в* — Нахичеванская АССР, *г* — западный Копетдаг)

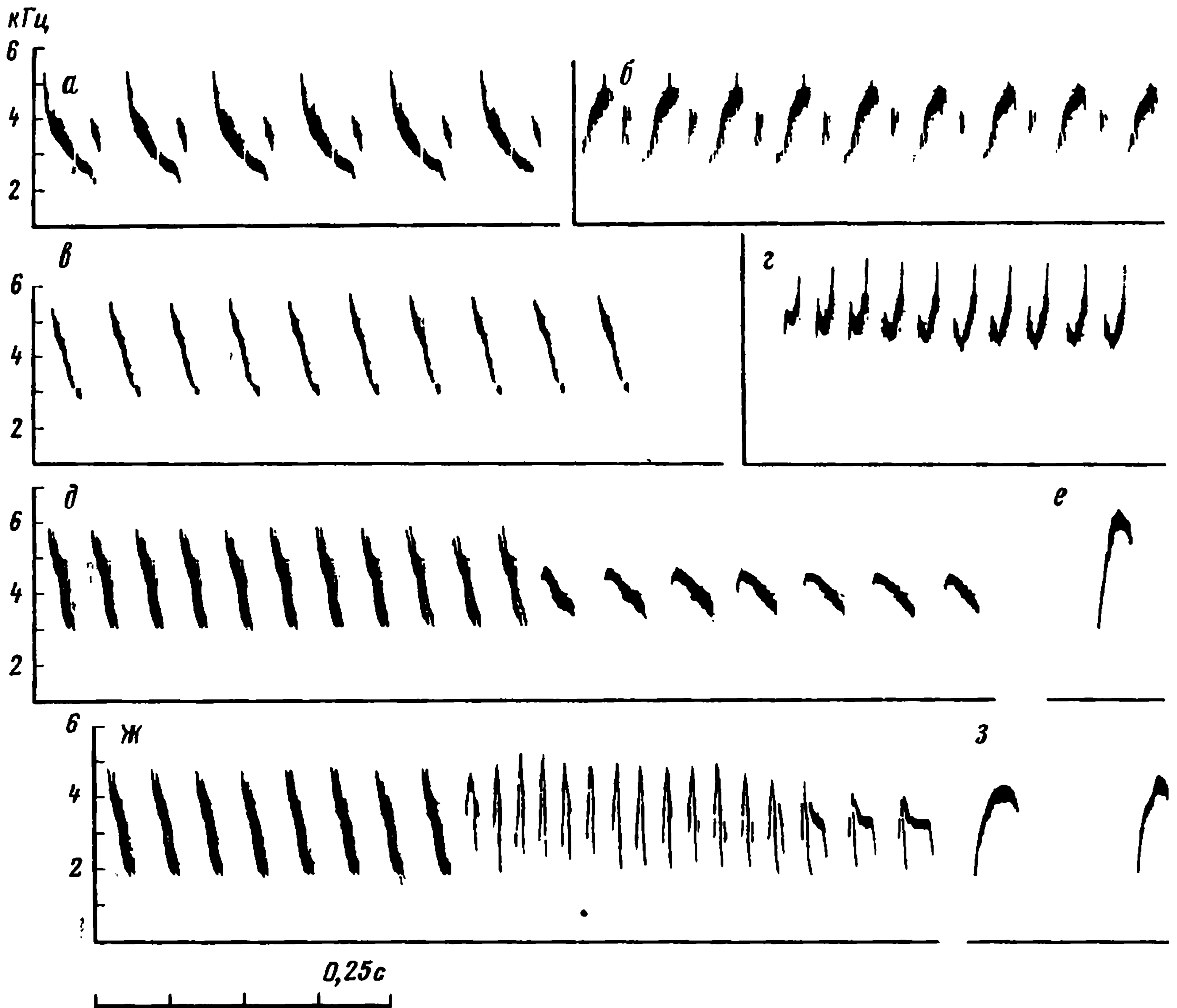


Рис. 103. Вокализация скальных поползней. Тоновые сигналы (*а—в, д, ж, е* — Sitta tephronota, *г, з* — S. neumayer)

а—в — 3 варианта песен одного самца, *д, ж* — дуэты этого самца с самкой (самка завершает дуэт); *г* — песни малого скального поползня; *е, з* — громкий свист (*а—в, д, ж* — западный Копетдаг: долина р. Сумбар, *г* — Нахичеванская АССР; *е* — окрестности Баку; *з* — центральный Копетдаг)

ством поддержания дистантной связи между ними. Выполняя роль широковещательного, а также персонально адресованного дистантного сигнала, песня нередко воспроизводится также во время территориальных конфликтов. При этом некоторые вокальные конструкции оказываются как бы промежуточными между типичной песней и сигналами типа «трелей» (см. выше, пункт I А).

Песни малого и большого скальных поползней, будучи весьма сходными по структурной организации, резко различаются по своим частотным характеристикам. Как и другие типы вокальных сигналов, материал по которым допускает адекватные сопоставления, песни малого скального поползня характеризуются более высокими показателями частотных параметров. В дополнение к сказанному по этому поводу в работе П. Гранта (Grant, 1975) приведем некоторые материалы по регионам, не охваченным исследованиями этого автора. Нижняя граница частотного диапазона для песен большого скального поползня из южной Туркмении (Бадхыз, Копетдаг, долина р. Сумбар) составляет 1,64±0,05 кГц (n=43). Для малого



Рис. 104. Некоторые варианты «нот», из которых строятся песни Sitta tephronota (*а—е*) и S. neumayer (*ж—н*)

скального поползня из Закавказья (Нахичеванская АССР, зона симпатрии с формой S. t. obscura) соответствующая цифра равна 2,39±0,08 кГц (n=32; различия достоверны при P<0,001). По нашим предварительным данным, песни малого скального поползня из этой популяции по частотным характеристикам не отличаются от песен данного вида из окрестностей Баку (Гобустан), где второй вид отсутствует.

При сравнении песен двух видов скальных поползней намечается также тенденция к уменьшению числа посылок внутри песни у S. neumayer. По нашим данным, среднее число посылок в песнях этого вида колеблется (в выборках по разным самцам) от 5 до 12, составляя по выборке в целом 9,09±1,41 (n=32, разброс абсолютных значений от 4 до 15 посылок на песню). У большого скального поползня разброс составляет 5—21, среднее — 11,14±0,61 (n=43; λ^2=1,86, различия по критерию Колмогорова-Смирнова достоверны при P<0,05). Та же тенденция наблюдается при анализе небольшой выборки, приведенной в работе П. Гранта, но различия недостоверны.

Результаты сравнительного анализа поведения двух видов скальных поползней можно суммировать следующим образом. 1. При высоком сходстве в общих схемах социального поведения и в моторике сигнальных реакций наблюдаются устойчивые различия во всех звеньях систем акустической сигнализации. 2. Коммуникативные системы сравниваемых видов полностью изоморфны (высокое их подобие обусловлено сохранением гомологии во всех без исключения попарно сравниваемых звеньях этих систем). 3. По степени этологических различий малый и большой скальный поползни принципиально не отличаются от других пар близких видов, принадлежащих таксонам ранга подрода. 4. Уровень этологических различий, выявляемых при сравнении аллопатрических популяций малого и большого скальных поползней, достаточен для того, чтобы обеспечить устойчивую этологическую изоляцию в момент формирования зоны вторичного контакта. Иными словами, нет, вероятно, необходимости в том, чтобы привлекать для объяснения их генетической автономности в зонах симпатрии гипотезу смещения признаков.

4.2.3. Резюме: обзор факторов репродуктивной изоляции

4.2.3А. Экологические взаимоотношения двух видов скальных поползней в зонах симпатрии

К сожалению, начать этот параграф приходится с того, что по этому вопросу почти ничего не известно. Крайне ограниченные данные имеются лишь из двух точек обширной зоны симпатрии — именно из советского Закавказья и из северных районов Ирана (хребет Эльбурс). Поэтому нам придется реконструировать характер взаимоотношений между симпатрическими популяциями малого и большого скальных поползней, исходя в основном из данных по аллопатрическим популяциям этих видов.

В смысле биотопических предпочтений оба вида являются ярко выраженными петрофилами. Привязанность их к скальным обнажениям диктуется необходимостью в твердых вертикальных поверхностях для устройства гнездовых камер, консервативная связь с которыми определяет чуть ли не все основные особенности образа жизни скальных поползней. При отсутствии скальных обнажений по крайней мере один из рассматриваемых видов (S. tephronota) приспосабливается к существованию в лессовых каньонах (Рустамов, 1958). О высокой экологической пластичности этого вида свидетельствуют случаи гнездования его в дуплах. Изредка птицы строят свои глиняные гнездовые камеры даже между ветвями деревьев (тот же источник).

В целом можно сказать, что потребности обоих видов при выборе критически важных для существования компонентов ландшафта можно считать идентичными. Об этом свидетельствует полная симбиотопия скальных поползней в советском Закавказье (Азербайджан, Армения) и, вероятно, во многих районах Ирана (Загрос, восточный Эльбурс) (см.: Ляйстер, Соснин, 1944; Erard, Etchecopar, 1970; Grant, 1975; Степанян, 1978б).

Единство предпочтений к физиономически сходным фациям ландшафта не свидетельствует еще, однако, об идентичности биотопических требований двух видов. В этом смысле показательно, что, по имеющимся данным, в центральном Эльбурсе малый скальный поползень является видом высокогорий, занимая в основном высотные зоны от 2500 до 3700 м над уровнем моря. Большой скальный поползень распространен здесь в полосе низкогорий. Совместное обитание этих видов (которое здесь пока не зарегистрировано) возможно в полосе высот порядка 1500—1700 м, где отмечались немногочисленные S. neumayer (по данным D. Scott в работе: Grant, 1975). Последний автор склонен рассматривать наблюдаемую в этом регионе пространственную сегрегацию между видами как адаптивный механизм репродуктивной изоляции и в то же время как причину отсутствия дивергенции видовых опознавательных признаков у местных популяций поползней [9].

---

[9] Речь идет о черной полосе через глаз, интенсивность развития которой в Эльбурсе оказывается сходной у обоих видов. Это обязано уменьшению размеров названной полосы у местного S. tephronota (по сравнению с популяциями того же вида из ряда регионов, где отсутствует S. neumayer). Такого рода конвергенцию видовых опознавательных признаков не удается объяснить в терминах адаптационизма.

Надо сказать, что обнаруженные в центральном Эльбурсе различия в высотных предпочтениях малого и большого скальных поползней не находят аналогий в других участках ареалов этих видов. Малый скальный поползень в Закавказье (где обитает и S. tephronota) едва ли поднимается в горы значительно выше 2500 м (Ляйстер, Соснин, 1944). С другой стороны, большой скальный поползень в Бадахшане распространен от предгорий до высот порядка 3000 м (максимально до 3300 м; Абдусалямов, 1973). В Тянь-Шане он поднимается до 2200—2400 м, предпочитая, однако (как и в Памиро-Алае) высотные зоны порядка 1000—1700 м (Шнитников, 1949). Заметим, наконец, что в обстоятельной работе П. Гранта (Grant, 1975) не приводится каких-либо указаний на различия в высотных предпочтениях этих поползней в зоне их симпатрии в горах Загроса.

В итоге всего сказанного не остается сомнений в том, что надежная биотопическая сегрегация у скальных поползней отсутствует и что этот фактор не может рассматриваться среди других, обеспечивающих репродуктивную изоляцию в зонах вторичного контакта. Это относится и к тем регионам, где возможны предпочтения данных видов к разной высоте, поскольку и здесь они могут, в принципе, гнездиться бок о бок друг с другом на стыках предпочитаемых ими ландшафтов.

По-иному решается вопрос о возможностях хронографической (сезонной) изоляции. В этом отношении особенно интересной должна быть ситуация в Эльбурсе, где большое сходство во внешнем облике обоих видов может в какой-то степени ослаблять эффективность этологических барьеров изоляции (Grant, 1975, с. 318). На основании данных о сроках размножения большого и малого скальных поползней в регионах, примыкающих к интересующей нас зоне симпатрии с востока и с запада, можно предположить, что в Эльбурсе сезонная изоляция между этими видами дожна быть достаточно жесткой.

Различия в сроках размножения большого и малого скальных поползней поистине разительны и, пожалуй, не находят аналогий в других парах столь близкородственных оседлых форм. В регионах, примыкающих к южному Прикаспию с востока и с запада, разница в датах массового вылета птенцов этих видов из гнезд составляет никак не менее месяца (вторая половина апреля для S. tephronota в южной Туркмении; последние числа мая — начало июня для S. neumayer в Закавказье). Большой скальный поползень относится в Средней Азии к числу наиболее рано размножающихся видов. На юге Таджикистана гнездостроение отмечено уже 7.II, а 7.III наблюдали начало вылупления птенцов (Потапов, 1959). В южной Туркмении (Бадхыз) сильно насиженные кладки находили 20 и 24.III, голые птенцы в гнезде обнаружены 27.III (Рустамов, 1958). В том же регионе мы наблюдали вылет птенцов 19 и 24.IV, а в центральном Копетдаге — 5.V. В долине р. Сумбар (юго-западная Туркмения вблизи стыка ареалов S. tephronota и S. neumayer) 24.IV 1987 г. в гнезде были птенцы, по-видимому, уже довольно большие. Нет необходимости приводить здесь другие многочисленные данные, свидетельствующие о раннем размножении большого скального поползня во всех низкогорных районах Средней Азии.

Совершенно иную картину мы видим в ареале S. neumayer в Закавказье. В Армении начало откладки яиц в 4 гнездах зарегистрировано 28.III—6.IV (Адамян, 1965). Гнезда, содержащие птенцов, оперившихся в той или иной степени, находили в этом регионе 19 и 24.V (Ляйстер, Соснин, 1944). На юге Азербайджана (Нахичеванская АССР) в боль-

шинстве гнезд, осмотренных 22—28.V, еще находились сильно оперенные птенцы; 29.V—2.VI здесь наблюдали немногочисленные еще выводки, в большинстве своем находившиеся на полном попечении родителей (Степанян, 1978, б). В сходные сроки размножается малый скальный поползень и в более северных районах Азербайджана. Например, в Гобустане (окрестности Баку) гнездо с птенцами найдено нами 27.V, первые выводки отмечены в последней пятидневке этого месяца. Резкие различия в сроках размножения европейских и переднеазиатских популяций S. neumayer, с одной стороны, и S. tephronota из юго-восточного Прикаспия — с другой, подчеркивал еще Н. А. Зарудный (1896, с. 161).

Все сказанное наводит на мысль, что резкие различия в сроках начала размножения большого и малого скального поползня существовали еще до формирования зон вторичного контакта этих видов. Иными словами, уже в тот период, когда оба они впервые оказались симпатричными, действенность этологических барьеров изоляции должна была существенно усиливаться несходством в периодике размножения. Можно думать, что эта ситуация сохранилась и по сей день в наиболее интересной для нас зоне симпатрии в Эльбурсе. Хронографическая изоляция менее существенна (в плане поддержания видовой самостоятельности скальных поползней) в закавказской зоне симпатрии, где эти виды заметно разнятся своим внешним обликом. Однако и здесь, судя по немногим имеющимся данным, большой скальный поползень в норме гнездится раньше малого. По свидетельству Л. С. Степаняна (1978б), в последних числах мая пары первого вида закончили цикл гнездования. Те молодые, которые еще находились в составе выводков, были уже способны прокормиться самостоятельно. Наряду с ними встречено немало самостоятельных, державшихся поодиночке птиц данного года рождения, полностью завершивших свое развитие. Напомним, что в это же время у большинства местных пар малого скального поползня птенцы еще пребывали в гнездах.

4.2.3Б. Этологическая изоляция

Вопрос о характере взаимоотношений между большим и малым скальными поползнями до последнего времени решался в основном на анализе коллекционных материалов. Тот факт, что в коллекциях не удалось обнаружить особей явно гибридного происхождения, рассматривается как свидетельство весьма эффективной репродуктивной изоляции между этими видами. Такое заключение можно принять безоговорочно, если иметь в виду смешанные популяции из западных и юго-западных участков зоны симпатрии (Закавказье, юго-западный Прикаспий, Загрос, Кирман), где виды резко разнятся по внешнему облику и откуда имеются достаточно репрезентативные коллекционные выборки.

Сложнее обстоит дело с северо-восточным участком зоны симпатрии (восточный Эльбурс, хребет Аладаг), где интересующие нас виды максимально сходны по размерам и по окраске. При этом коллекционные материалы отсюда более чем скудны, а в литературе имеются намеки на возможность гибридизации (Зарудный, 1900; Grant, 1975). Настораживают также свидетельства (хотя и предварительного характера) конвергенции признаков обоих видов в этом регионе (см. 4.2.1, и рис. 105). В этой связи нельзя полностью отбросить гипотезу, согласно которой наблюдаемое здесь уменьшение хиатуса может быть обязано потоку генов (в прошлом или в настоящем) между местными популяциями большого и малого скальных поползней.

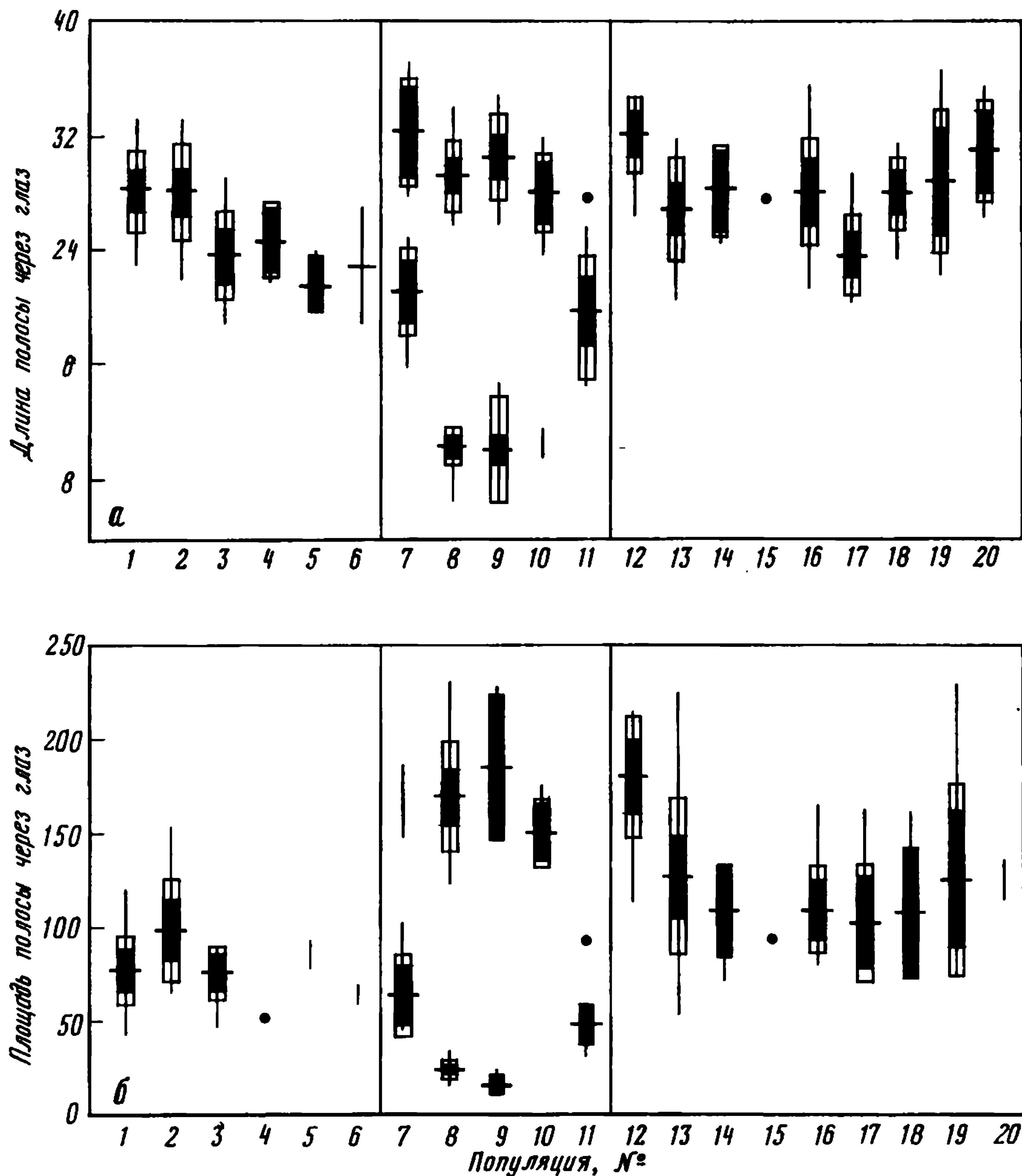


Рис. 105. Географическая изменчивость длины (*а*) и площади (*б*) черной полосы через глаз у скальных поползней

Слева и внизу (популяции №№ 1—11) Sitta neumayer; справа и наверху — S. tephronota (популяции № 7—20). Вертикальными линиями выделены популяции из зоны симпатрии (7—11). Из: Grant, 1975

Так или иначе, на сегодняшний день в литературе господствует мнение о высокой эффективности изолирующих барьеров между большим и малым скальными поползнями. Сказанное в параграфе 4.2.3А заставляет думать, что ведущая роль в поддержании самостоятельности этих видов принадлежит этологическим факторам. Остается, таким образом, рассмотреть вопрос о конкретных способах функционирования этологических преград. Первым шагом на этом пути может быть обсуждение значимости тех или иных видовых опознавательных признаков при выборе полового партнера.

Поскольку этой проблемой первыми заинтересовались музейные систематики (Vaurie, 1950), основное внимание в дальнейшем оказалось скон-

центрированным на окрасочных «диагностических» признаках. Была высказана мысль, что поползни опознают видовую принадлежность партнера, ориентируясь прежде всего на длину и ширину черной полосы через глаз, т. е. на тот бросающийся в глаза признак окраски, который максимально разнится между видами. На этой почве возникла гипотеза, согласно которой отбор в ситуации первоначального контакта этих видов привел к дальнейшему усилению различий между ними по данному признаку. Механизмом действия отбора предложили считать элиминацию потомства тех особей, которые обладали пониженной способностью к дискриминации «своих» и «чужих» (Vaurie, 1950; Grant, 1975).

Эта гипотеза, преподносимая как доказанный факт в огромном числе обзорных и специальных работ, оказывается при ближайшем рассмотрении весьма уязвимой для критики. Перечислим лишь некоторые из возможных возражений.

1. Предполагается, что в момент первой встречи большой и малый скальный поползни были настолько сходны внешне, что неизбежно должны были вступить в гибридизацию (дивергенция по признакам окраски в рамках интересующей нас гипотезы возможна лишь через элиминацию гибридов). В действительности (см. 4.2.1) аллопатрические популяции большого и малого поползней столь существенно различаются по внешнему облику (см. 4.2.1), что изоляция между ними, скорее всего, имела место уже при первой встрече.

2. В основе гипотезы лежит архаическое представление о том, что распознавание видовой принадлежности у животных может базироваться лишь на одном «ключевом» признаке. Эта точка зрения не выдерживает никакой критики.

3. Различия в окраске относятся к числу наименее существенных для опознавания. Широко гибридизирующие формы сплошь и рядом резко различаются по многим окрасочным признакам.

4. Различия в вокализации между большим и малым скальными поползнями изначально столь значительны [10], что вполне могли обеспечить надежную изоляцию в начальные периоды формирования зоны симпатрии.

5. Детальный анализ географической изменчивости черной глазной полосы (именно ее длины и интенсивности развития) у обоих видов показал, что сам по себе характер этой изменчивости в ряде случаев не только не подтверждает гипотезу смещения этого признака, но и прямо противоречит ей (см.: Grant, 1975, с. 254—257; см. рис. 105).

Столкнувшись с последней трудностью, П. Грант предпринял серию экспериментов, целью которых было показать важную роль глазной полосы в межвидовом опознании. Опыты с подстановкой чучел, проведенные в зоне симпатрии в Загросе, полностью подтвердили предположение, что поползни способны к надежной дискриминации экземпляров, обладающих очень слабо и очень сильно развитой глазной полосой. При этом самец нападает на то из двух чучел, выставленных около его гнезда, которое по степени выраженности глазной полосы соответствует особям испытуемого вида. Аналогичная способность к дискриминации была выявлена и в аллопатрическом участке ареала S. neumayer — с той лишь разницей, что здесь птицы нападали преимущественно на чучела S. tephronota, у которого глазная полоса развита сильнее (реакция по типу выбора

[10] Как можно заключить из проведенного нами сопоставления систем вокализации у аллопатрических популяций этих видов.

суперстимула). Эти интересные опыты, как мы полагаем, едва ли могут быть использованы в качестве надежного аргумента в пользу гипотезы смещения признаков. Приходя к такому заключению, мы руководствуемся следующими соображениями.

1. Эксперименты могут свидетельствовать (и то лишь частично) об избирательности в отношении территориального конкурента, но не полового партнера. Сложный многоступенчатый процесс формирования пар не находит ни малейшего аналога в поставленных экспериментах.

2. Искусственность и неадекватность экспериментальной процедуры иллюстрируется хотя бы следующими данными самого П. Гранта: когда в месте проведения эксперимента оказывалась особь другого вида, хозяин территории нападал не на чучело особи своего вида, а на неконспецифического пришельца (Grant, 1975, с. 310).

3. Сам факт избирательности в реакциях на особей с глазными полосами разного характера ровным счетом ничего не говорит о причинах эволюционного становления различий по данному признаку. В этой связи очень важно следующее: та часть экспериментов, в которых наблюдали адекватный выбор (нападение на чучела особей своего вида), была выполнена в регионе, где S. tephronota и S. neumayer максимально различаются по общим размерам и по степени выраженности глазной полосы (очень длинная и широкая у первого вида и почти отсутствующая — у второго; см. рис. 99, популяция 9). Таким образом, эти результаты не позволяют моделировать ситуацию в момент становления симпатрии, когда оба вида, согласно тестируемой гипотезе, обладали почти одинаково развитыми глазными полосами.

Мы полагаем, что сказанного достаточно для того, чтобы отвергнуть гипотезу смещения признаков в той ее части, которая касается вопроса о дивергенции опознавательных маркеров, к числу которых П. Грант относит наравне с глазной полосой также общие размеры тела. Отказавшись от этого мифа, рожденного в музейных стенах, обратимся к тем биологическим явлениям, познать которые можно лишь при изучении природных явлений в их истинной сложности и внутренней противоречивости. Особого внимания заслуживает проблема акустического опознавания.

Эта тема впервые была затронута П. Грантом, который провел сравнение песен обоих видов поползней из зон симпатрии и из аллопатрических участков их ареалов. Этим автором был сделан вывод о большом сходстве песен большого и малого поползней (другие компоненты вокализации не рассматривались) и об отсутствии усиления различий — по принципу смещения признаков — в зонах симпатрии. Хотя П. Грант и указывает, что сходство в песенном поведении двух видов не настолько велико, чтобы способствовать становлению межвидовой территориальности, он не склонен, по-видимому, рассматривать различия в вокализации большого и малого поползней в качестве существенного фактора репродуктивной изоляции.

При постановке экспериментов по опознанию с применением чучел и моделей исследователи явно или неявно исходят из предположения, что опознавание особями друг друга есть, в общем, однократный акт. В действительности, в реальных условиях опознавание представляет собой процесс, который распадается по крайней мере на две фазы, обслуживаемые соответственно дистантными сигналами и сигналами ближнего действия (Панов, 1987). Сильно схематизируя картину, можно сказать, что при высокой информативности дистантных сигналов может отпадать необходимость коммуникантов входить в близкий контакт. В рассматрива-

емом случае роль акустических дистантных сигналов может оказаться ведущей. Хорошо распознавая друг друга на расстоянии по звуковым сигналам, представители разных видов игнорируют друг друга. Не вступая в ближний контакт, они не имеют необходимости руководствоваться при взаимном распознавании такими эфемерными, в общем, деталями окраски, как полоса, идущая через глаз. Но если имеет место непреднамеренное сближение, подобные детали окраски игнорируются, и при этом возможен, например, весьма напряженный территориальный конфликт [11].

Процессуальный характер феномена «опознавание» в принципе не позволяет рассматривать ту или иную модальность как «ведущую», а прочие — в качестве «второстепенных». Можно лишь утверждать, что в западных районах зоны симпатии большого и малого скального поползней (Закавказье, Загрос, Кирман) они столь резко различны по комплексу акустических и окрасочных признаков, что проблемы опознавания при выборе полового партнера здесь вообще не существует. Отсутствие в этих регионах межвидовой территориальности уже само по себе указывает на то, что особи другого вида рассматриваются в качестве социально нейтральных сущностей. Что касается области симпатрии в восточном Эльбурсе и в прилежащих регионах, то здесь можно ожидать межвидовой территориальности (даже несмотря на очевидные межвидовые различия в песенном поведении), а репродуктивная изоляция, если она достаточно устойчива, должна поддерживаться в первую очередь за счет различий между большим и малым скальными поползнями в системах акустической сигнализации.

При обсуждении вопроса об этологических барьерах изоляции нельзя упускать из виду специфику социальной организации популяций у скальных поползней (постоянные пары, оседло живущие на круглогодично охраняемых территориях). Как известно, у оседлых видов формирование пар может происходить в любое время года — как в период песенной активности, так и вне его. Отсутствие жестких временны́х барьеров (ограничивающих период формирования пар у перелетных видов) должно служить фактором, расширяющим свободу выбора каждой холостой особи и сильно снижающим вероятность межвидовых браков. При таком положении вещей роль песни в качестве опознавательного маркера отчасти уменьшается, но в то же время увеличивается значение прочих вокальных сигналов повседневного использования. В этой связи могут показаться избыточными и резкие различия в сроках размножения большого и малого скальных поползней в зонах симпатрии (различия в сроках начала гнездования у оседлых видов зачастую мало что говорят о сроках формирования пар.) Однако в данном случае существенным моментом для поддержания репродуктивной изоляции могут оказаться чисто физиологические несовпадения в цирканных ритмах у представителей разных видов.

---

[11] В Закавказье (Нахичеванская АССР) мы наблюдали взаимоотношения между единственной найденной здесь парой S. tephronota и двумя соседними парами многочисленного в регионе S. neumayer. Большие скальные поползни попросту игнорировали своих соседей. Маршруты, соединяющие окрестности гнезда этой пары и их кормовые участки, проходили через сердцевинную зону участка малых скальных поползней. Последние иногда предпринимали робкие и безуспешные попытки изгнать пришельцев со своего участка. И лишь в одном случае, когда пара S. tephronota оказалась почти вплотную к гнезду S. neumayer, нападение самца-хозяина на самца S. tephronota закончилось свирепой дракой (птицы сцепились когтями и, продолжая клевать друг друга, упали на землю).

* * *

К настоящему времени мы располагаем слишком скудными данными, явно недостаточными для попыток реалистических реконструкций истории взаимоотношений большого и малого скальных поползней. Такая попытка тем не менее была предпринята П. Грантом (Grant, 1975). Не вдаваясь в детали его рассуждений, упомянем лишь о некоторых интересных эмпирических выводах из названного исследования. П. Грант связывает общие тенденции географической изменчивости обоих видов с климатическими градиентами. В соответствии с ними клинально изменяются общие размеры тела, что вторично влечет за собой (по принципу аллометрии) изменения в длине конечностей (крыло, клюв и плюсна). Любопытен вывод, согласно которому и окрасочные признаки, рассматриваемые в качестве видовых опознавательных маркеров, в степени своей выраженности положительно коррелируют с общими размерами тела. Такова, в частности, пресловутая черная полоса через глаз.

П. Грант неоднократно отмечает, что клинальная изменчивость скальных поползней не является абсолютно плавной (см. рис. 99 и 105). В ряде случаев имеются резкие перегибы клин по тем или иным признакам, причем направления этих перегибов в одной и той же популяции могут быть противоположными для разных признаков. Некоторые факты такого рода географической изменчивости, не объяснимые в терминах средовых влияний и принципом аллометрии, П. Грант склонен приписывать влиянию межвидовых отношений (явлению смещения признаков).

Мы полагаем, что известная нерегулярность географической изменчивости поползней может быть объяснена и без привлечения весьма спорного принципа смещения признаков[12]. Дело в том, что высокая оседлость популяций скальных поползней может приводить к существенному ограничению потока генов между соседними популяциями. Уже одного этого условия достаточно, чтобы в каждой популяции возникали (за счет дрейфа генов) уникальные для нее морфологические особенности. В таком случае картина географической изменчивости популяций должна оказаться более или менее мозаичной, какой мы видим ее в действительности. Справедливость высказанного предположения может быть проверена эмпирически на основе популяционно-фенетического изучения соседствующих популяций-изолятов в аллопатрических участках ареала каждого вида скальных поползней.

4.3. Обыкновенная пустельга Falco tinnuculus Linnaeus 1758 — степная пустельга F. naumanni Fleischer, 1818

Обыкновенная и степная пустельги относятся к достаточно компактной группе в сем. Falconidae. Эта группа трактуется некоторыми авторами как подрод Cerchneis внутри рода Falco (Степанян, 1975), тогда как другие придают ей статус полноценного рода под тем же названием (Портенко, 1951; Иванов, Штегман, 1978). О древности этой группы,

[12] Внимательный читатель может легко убедиться в том, что эмпирические результаты исследований П. Гранта по географической изменчивости скальных поползней зачастую плохо согласуются с его окончательными выводами (см.: Grant, 1975).

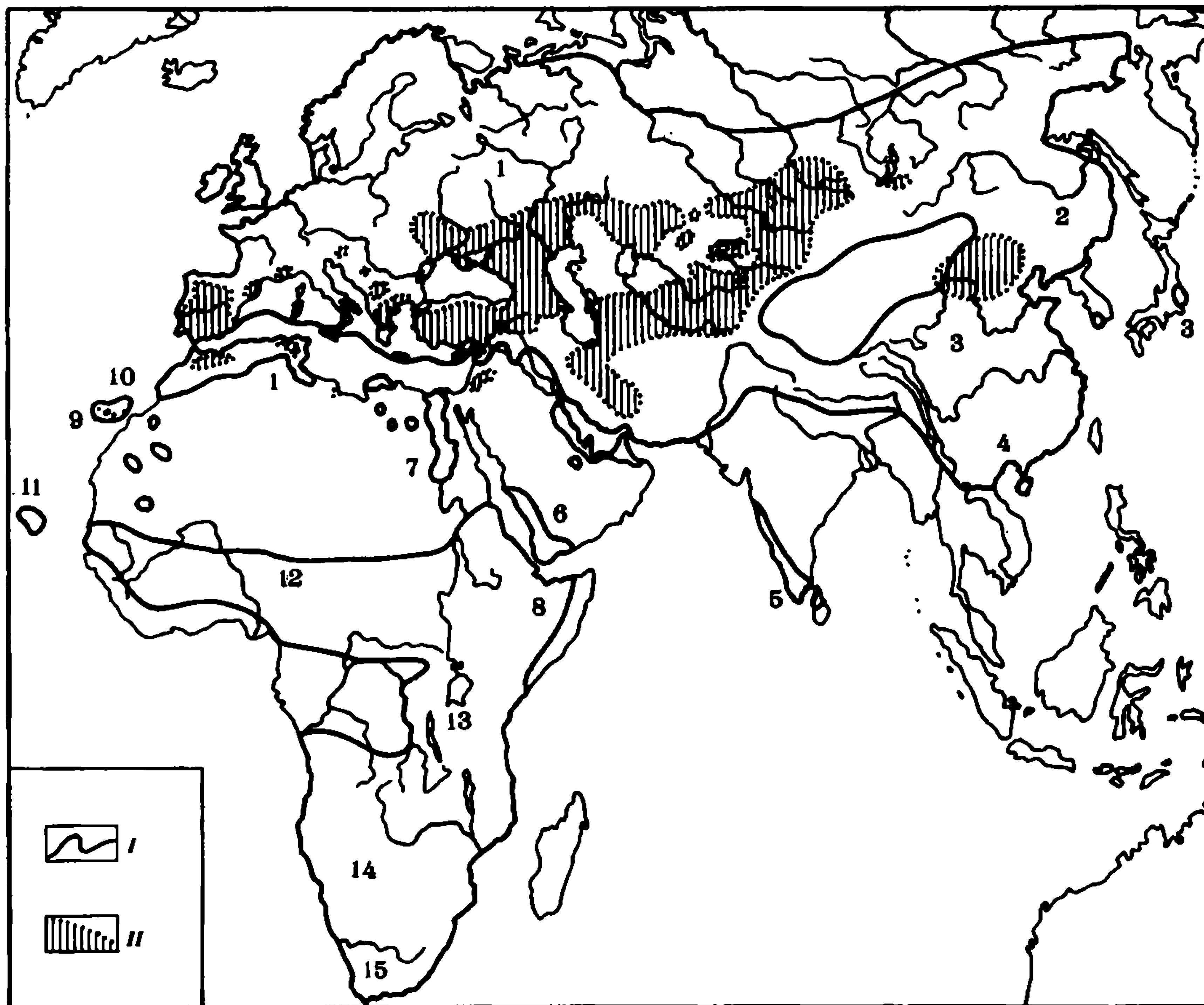
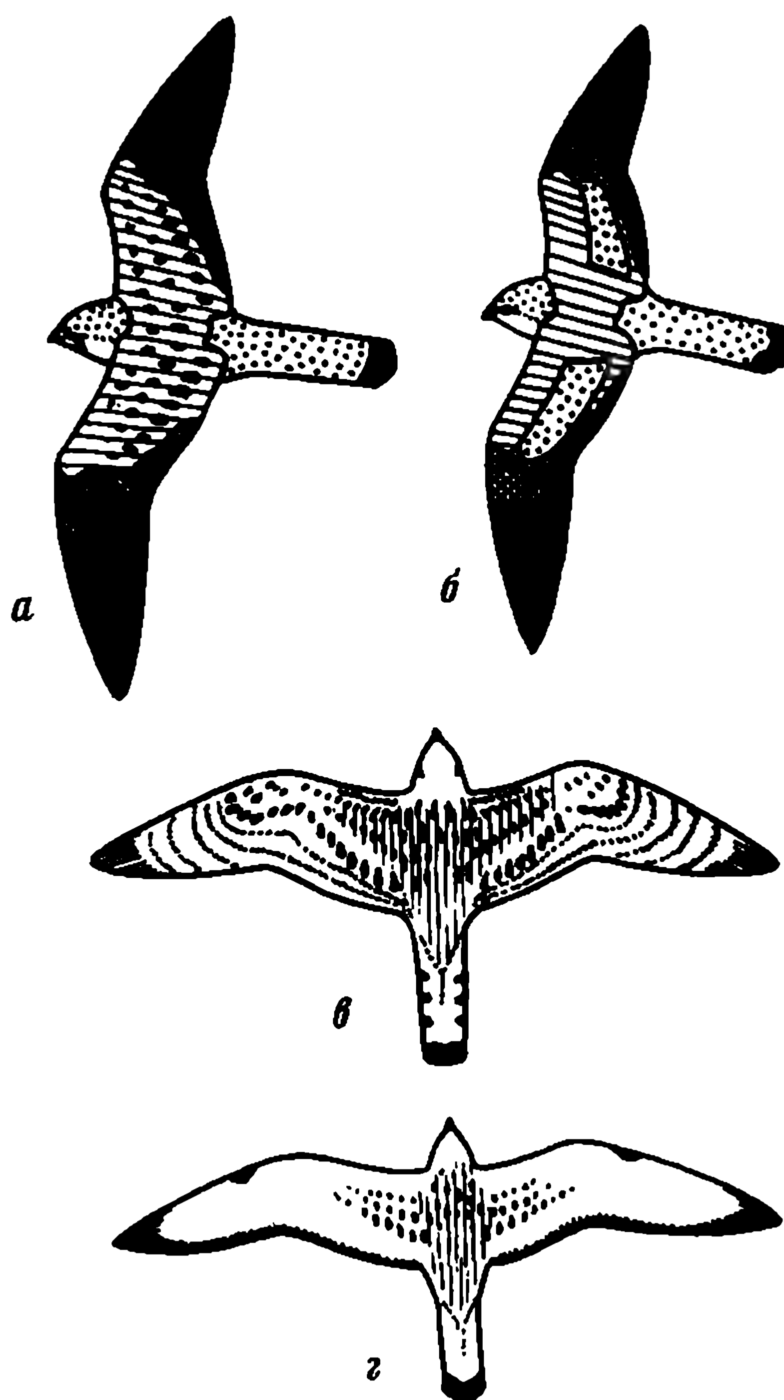


Рис. 106. Ареалы Falco tinnunculus (*I*) и F. naumanni (*II*)

Цифрами обозначены подвиды Falco tinnunculus (по: Дементьев, 1951):
1 — tinnunculus,
2 — perpallidus;
3 — interstinctus,
4 — saturatus;
5 — objurgatus;
6 — buryi;
7 — rupicolaeformis;
8 — archeri;
9 — canariensis;
10 — dacotiae;
11 — neglectus;
12 — rufescens;
13 — carlo;
14 — rhodesi;
15 — rupicolus.
Границы ареалов по: Cramp, Simmons, 1977. Справа — изображение самцов обыкновенной (*а*, *в*) и степной (*б*, *г*) пустельг сверху (*а*, *б*) и снизу (*в*, *г*)



включающей в себя 10 видов, свидетельствует ее почти космополитическое распространение. Четыре вида имеют явно реликтовые ареалы, что вообще характерно для таксонов с большим филогенетическим возрастом. Здесь можно вспомнить, что настоящие сокола Falco известны в ископаемом состоянии с эоцена, т. е. возраст рода, взятого в широкой трактовке, насчитывает по крайней мере около 40 млн лет (Дементьев, 1964).

Хотя обыкновенная и степная пустельги обычно рассматриваются в качестве «близких» видов и в таксономических списках подчас помещаются рядом (Peters, 1931; Степанян, 1975), они, по всей видимости, прошли столь долгий путь независимого существования, что их близость несопоставима с близостью видов из сравнительно молодых родов Воробьинообразных (рассмотренных, например, в разделах 4.1 и 4.2). О давности самостоятельного существования обыкновенной и степной пустельг свидетельствует их полная симпатрия: ареал второго вида целиком вписывается в гораздо более обширный ареал первого. Обыкновенная пустельга — политипический вид, в составе которого выделяется 11—15 подвидов, ряд которых узкоареальны (подчас ограничены в своем распространении одной небольшой группой островов). Степная пустельга — вид монотипический (рис. 106).

Эти виды в ряде регионов полностью симбиотопичны, а иногда образуют совместные смешанные поселения (Дементьев, 1951; Корелов, 1962; Панов, 1978; Костина, Панов, 1979, Cramp, Simmons, 1980 b). Это, казалось бы, должно способствовать большому числу межвидовых контактов, особенно в смешанных поселениях с высокой плотностью расположения гнезд. Однако, как удалось выяснить (Панов, 1978), даже контакты агрессивной природы здесь крайне редки, а попыток сексуальных контактов между неконспецифическими особями мы не наблюдали ни разу за два сезона работы.

Сходство во внешнем облике самцов этих видов ничуть не выше того, которое обычно выявляется при сопоставлении близких видов одного рода (рис. 106). Самки, как и в других подобных случаях, окрашены более однотипно, чем самцы. Так или иначе, определение этих видов по музейным экземплярам не вызывает затруднений, почему их едва ли правильно помещать в категорию видов-двойников, как это делает Л. С. Степанян (1983). Распределения особей того и другого вида по размерам отчасти перекрываются, но хорошо различаются по модальным значениям, о чем свидетельствует, в частности, сравнение средней величины и массы яиц (соответственно 39,3 x 31,4 и 1,6 г у обыкновенной пустельги; 35,0 x 28,8 и 1,2 г — у степной; Makatsch, 1974). Различия в окраске и в размерах обыкновенной и степной пустельг не более велики, чем у форм, регулярно вступающих в гибридизацию (см. например, 3.3).

Основные материалы этого раздела получены на крайнем юге Туркменской ССР (Бадхыз, урочище Акар-Чешме) весной 1976 и 1977 гг. В эти годы под постоянным наблюдением находилось поселение, состоявшее из 5—11 пар обыкновенных пустельг и 1—2 пары степных. Количественные характеристики поведения базируются на данных 130 ч наблюдений (см.: Костина, Панов, 1979).

4.3.1. Сравнительный анализ поведения обыкновенной и степной пустельг

4.3.1А. Общая схема социального и коммуникативного поведения

При низкой численности популяции пустельги обычно селятся одиночными парами (Village, 1983), а при высокой образуют достаточно плотные поселения. Тенденция к колониальности сильнее выражена у степной пустельги (Андрусенко, 1983). Дефицит пригодных для размножения мест стимулирует групповое гнездование, но не является единственным ответственным за него фактором. В одном и том же урочище часть пар гнездятся в составе поселений, а другие — изолированно.

Внутри поселения территориальность как таковая отсутствует. Каждая пара имеет предпочитаемую зону социальной активности, однако зоны активности разных пар широко перекрываются, а воздушное пространство вокруг поселения используется без всяких ограничений всеми его членами. Центр социо-сексуальной активности пары приурочен в скалистых местностях к нескольким соседним отверстиям среди выходов коренной породы. Эти пустоты служат местами постоянных демонстраций самцов и самок, их встреч и взаимодействий (в том числе — многочисленных копуляций), а также потенциальными или уже функционирующими гнездовыми убежищами.

Ближайшие окрестности таких ниш (в радиусе 3—5 м) активно охраняются хозяевами — самцами и (особенно) самками. Агонистическое поведение сводится к стремительному полету в сторону пришельца, который обычно сразу же ретируется. Угрожающий полет иногда завершается попыткой нападения на соперника в воздухе. Такого рода взаимодействия приурочены в основном к начальному этапу распределения сфер влияния, когда самки, претендующие на одно и то же убежище, периодически конфликтуют друг с другом.

При попытке вселения в состав группировки нового самца возможны более продолжительные вспышки агонистических взаимодействий. В этих случаях длительные саморекламирующие полеты вселяющегося самца и его интенсивная вокализация стимулируют полеты некоторых (хотя далеко не всех) самцов-сторожилов. Иногда совместный полет старожила и пришельца выглядит как не очень упорное преследование первым второго. Изредка такое взаимодействие в воздухе завершается нападением старожила на вселяющегося самца, так что последний может быть даже сбит на землю. Это, однако, не ведет к прекращению его воздушных демонстраций. Вспышку антагонизма в поселении может вызвать и появление вновь вселяющейся самки.

В основе процесса формирования пары лежит закрепление связей самца с одним и тем же убежищем (или с несколькими соседними убежищами), где в дальнейшем оказываются сосредоточенными основные взаимодействия партнеров. Инициатором выбора убежищ может быть как самец, так и самка — в зависимости от того, кто из них первым занял место будущего гнездования. На стадии образования пары характерной реакцией самца является взятие кормовых объектов (мышевидные грызуны, ящерицы). Сначала самец подолгу носит корм с собой, не решаясь передать его самке; сближение партнеров вплотную (в частности, в момент передачи корма) знаменует начало стадии консолидации пары.

Уже на самых ранних этапах этой стадии возможны первые копуляции, которые очень быстро становятся определяющим моментом во взаимоотношениях партнеров и имеют место вплоть до того периода, когда яйцекладка завершена и когда самка приступает к ее регулярному насиживанию. У трех самцов обыкновенной пустельги на протяжении 11—29 ч. наблюдений зарегистрировано от 27 до 41 копуляций. В среднем на стадии подготовки к яйцекладке в парах этого вида средняя частота копуляций составляет 1,6—1,9 в час, т. е. пара осуществляет не менее 250 копуляций за 15—20 дней от момента окончательного ее формирования до начала насиживания

В реальном времени копуляции распределены неравномерно. Они приурочены в основном к утренним и вечерним часам и объединены в серии, разделенные более длительными интервалами (о межвидовых различиях во временной организации этого поведения см. 4.3.1В). Распределение копуляций во времени подчиняется не только собственным эндогенным ритмам особей, но зависит также от стимулирующего воздействия со стороны других пар, что приводит к синхронизации копуляций разных пар в поселении. Если в поселении присутствуют холостые самки, то эффект взаимной стимуляции может способствовать промискуитету: непосредственно после очередной копуляции со своей самкой самец спаривается с холостой самкой, у которой в данный момент вспышка предкопуляционных демонстраций оказывается синхронизированной с соответствующим поведением только что копулировавшей самки и самок в других соседних парах.

Другой тип взаимодействия между членами пары — это кормление самцом самки, которое нередко предшествует копуляции, а в период насиживания скоординировано со сменой птиц на гнезде. Самец, принесший самке добычу, обычно садится на кладку, а самка, съев доставленный ей корм, улетает от гнезда до очередной смены партнеров. Поочередное насиживание кладки характерно для обоих видов пустельг (Андрусенко, 1983; наши данные).

4.3.1Б. Структурный анализ сигнального поведения

Весь спектр моторных реакций, выполняющих функции визуальных сигналов общения, можно описать в виде комбинаций нескольких исходных признаков, каждому из которых придается от 2 до 4 состояний (Панов, 1978, с. 222). Комбинаторика шести ЭДА, отвечающих разным положениям головы, хвоста и крыльев относительно туловища и относительно друг друга, дает континуум наземных поз, среди которых наиболее часто наблюдается две основные (рис. 107). Обе эти позы могут использоваться как самцами, так и самками обоих видов, однако первая более характерна для саморекламирующего и предкопуляционного поведения самцов, а вторая — для поведения самок в аналогичных ситуациях.

Саморекламирующее поведение включает в себя также демонстрации в воздухе. Демонстративные полеты у особей обоих видов сходны: активная локомоция с характерными движениями крыльев (трепетание всей плоскостью крыла или только его кистевой частью, иногда одновременно с фигурой «полубочка») периодически чередуется со скольжениями на неподвижных крыльях. У самцов, кроме того, этот полет часто заканчивается крутым пике, после которого птица стремительно залетает в отверстие скальной стенки. В этот момент лапы выставлены далеко вперед, неподвижные крылья подняты почти вертикально вверх, рулевые широко развернуты. Затем самец выбегает на край ниши, принимая позу 1, переступ-

пает с ноги на ногу и при этом поворачивается вокруг вертикальной оси. Полет обычно сопровождается вокальными сигналами типа 1, посадка в нишу и демонстрации на ее краю — тем же самым сигналом и сигналами 2 и 3 (см. ниже).

Копуляция обычно происходит по инициативе самки, которая или сама подлетает к самцу, или оповещает его о своей готовности к спариванию посредством особого комплекса моторных и акустических демонстраций. Основные компоненты этого поведения — поза 2 (рис. 107, *б*), в которой самка остается неподвижной или переступает с ноги на ногу, и сигнал 3Б



Рис. 107. Основные звенья из континуума наземных демонстраций Falco tinnunculus

а — самец, *б* — самка (объяснения в тексте). Из: Панов, 1978

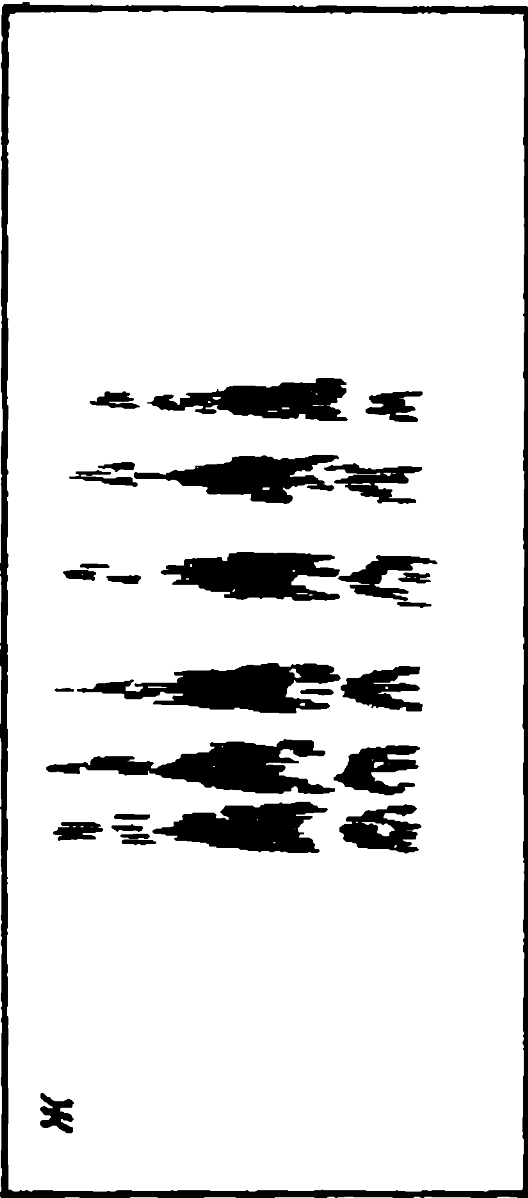
(рис. 108), не прекращающийся на протяжении всей последующей копуляции и даже по ее окончании. Этот комплексный оптико-акустический сигнал может служить указанием как на высокую сексуальную, так и на пищевую мотивацию самки, поскольку он обслуживает не только сексуальные взаимодействия партнеров, но и взаимодействия при кормлении самцом самки (Костина, Панов, 1979).

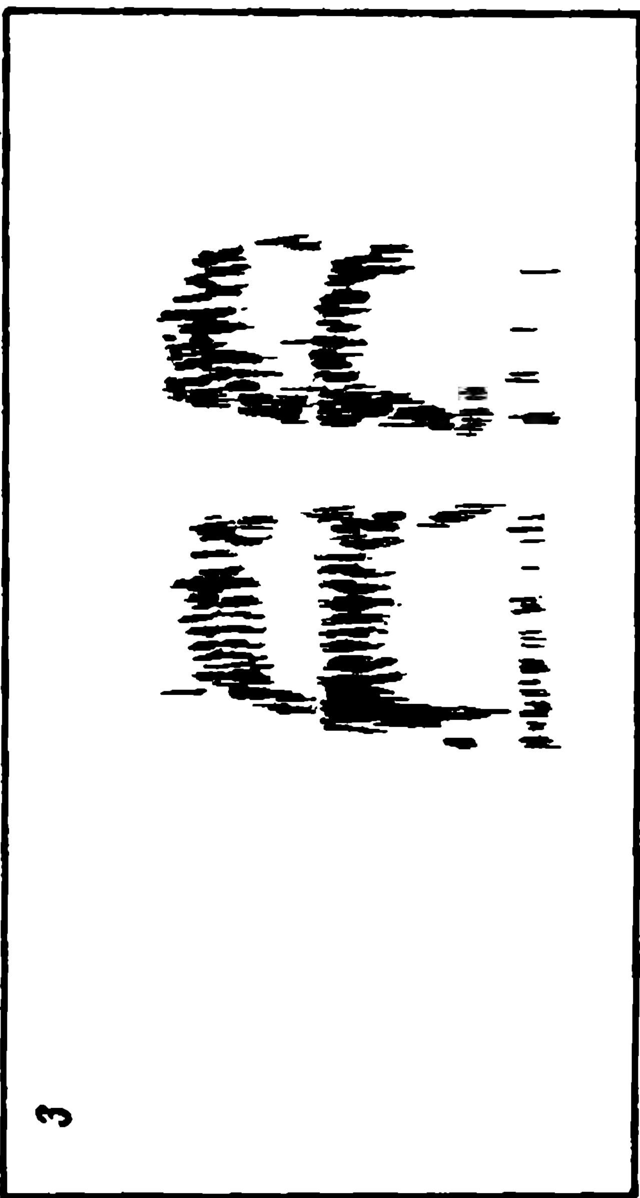
Акустический репертуар обыкновенной пустельги включает в себя три основных типа звуков, используемых в социальных взаимодействиях (с двумя подтипами внутри типа 3) [13]. В репертуаре степной пустельги мы обнаруживаем более или менее явные гомологи всех этих трех сигналов плюс еще один, не имеющий гомолога в репертуаре обыкновенной пустельги (рис. 108, *з*). Как видно из этого рисунка, различия в физической структуре гомологических сигналов достаточно велики.

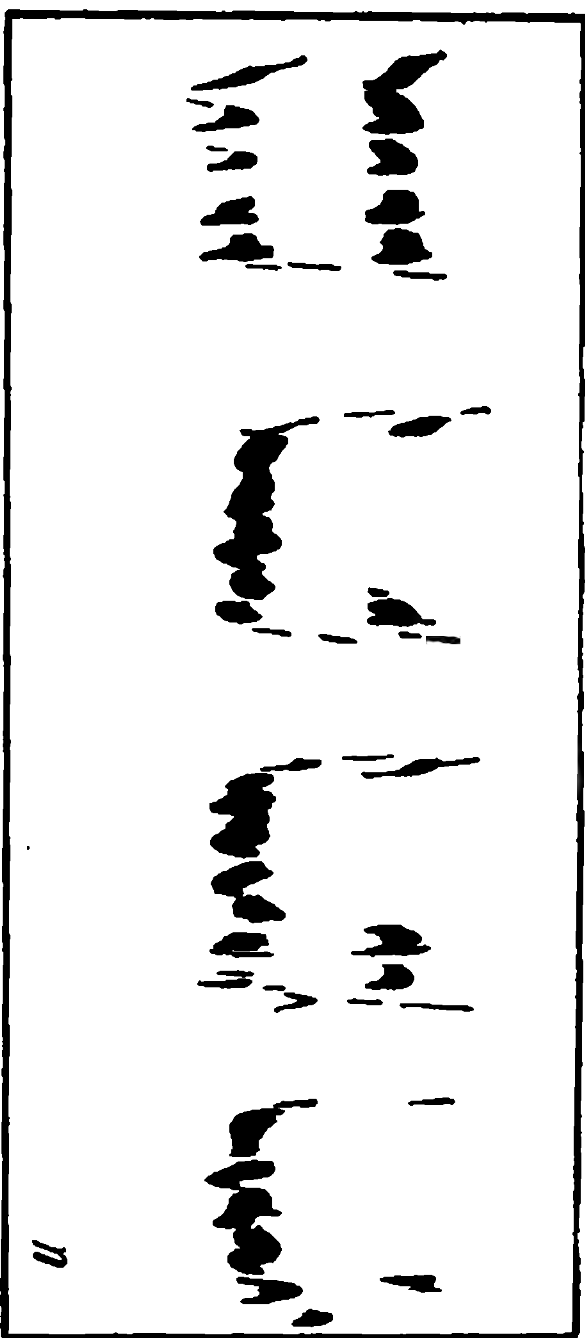
У обоих видов каждый из перечисленных сигналов используется в широком спектре ситуаций. Некоторые сигналы неизменно произносятся при определенных типах контактов (например, сигнал 1 — самцами и 3Б — самками обыкновенной пустельги в момент копуляции), однако те же сигналы часто включены в совершенно иные последовательности поведения Это не дает возможности дать практически полезную функциональную классификацию акустического репертуара пустельг (Панов, 1978, с. 227; 1983b; см. также пункт 4.2.1В).

Хотя некоторые моторные и акустические реакции образуют достаточно устойчивые комплексы (наподобие предкопуляционного поведения самок),

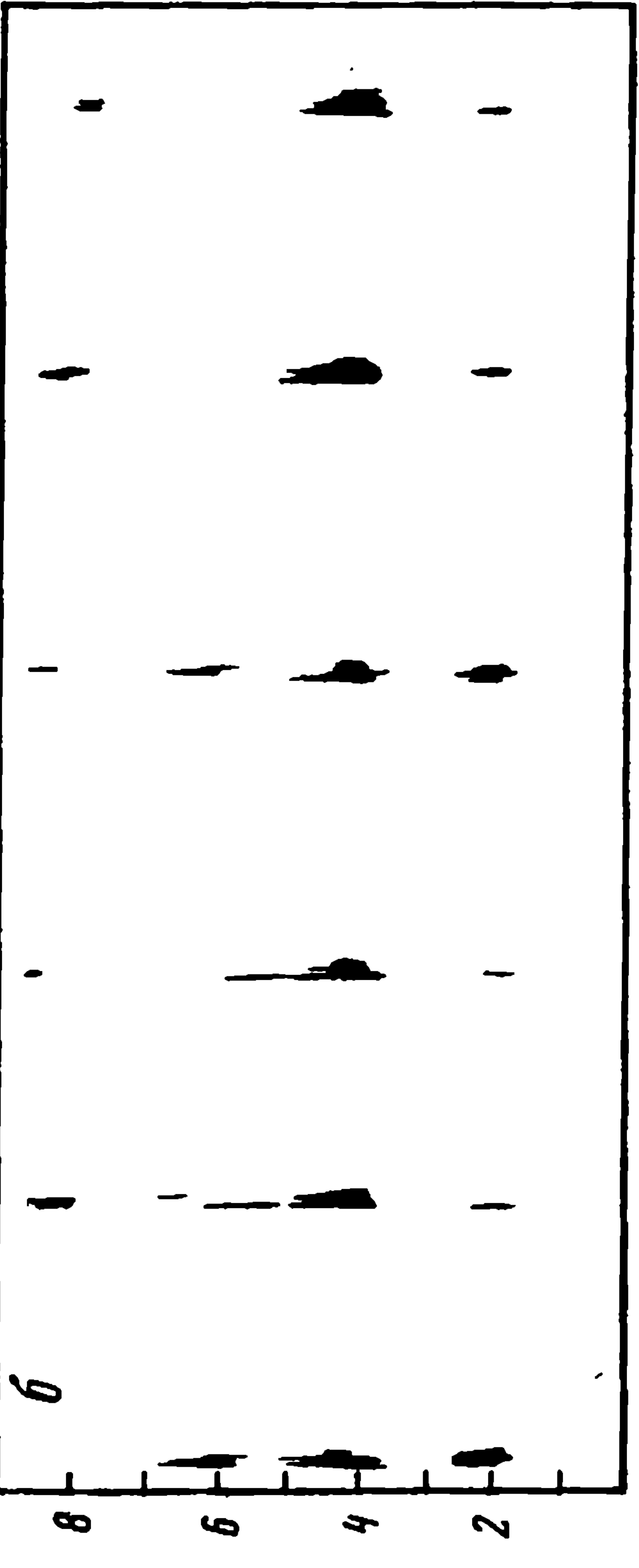
[13] У обыкновенной пустельги имеется также особый сигнал «реакции на хищника», сопровождающий атаки этих птиц на крупных пернатых других видов (ворона, коршун, балобан и т. д.). См. рис. 108,*е*.

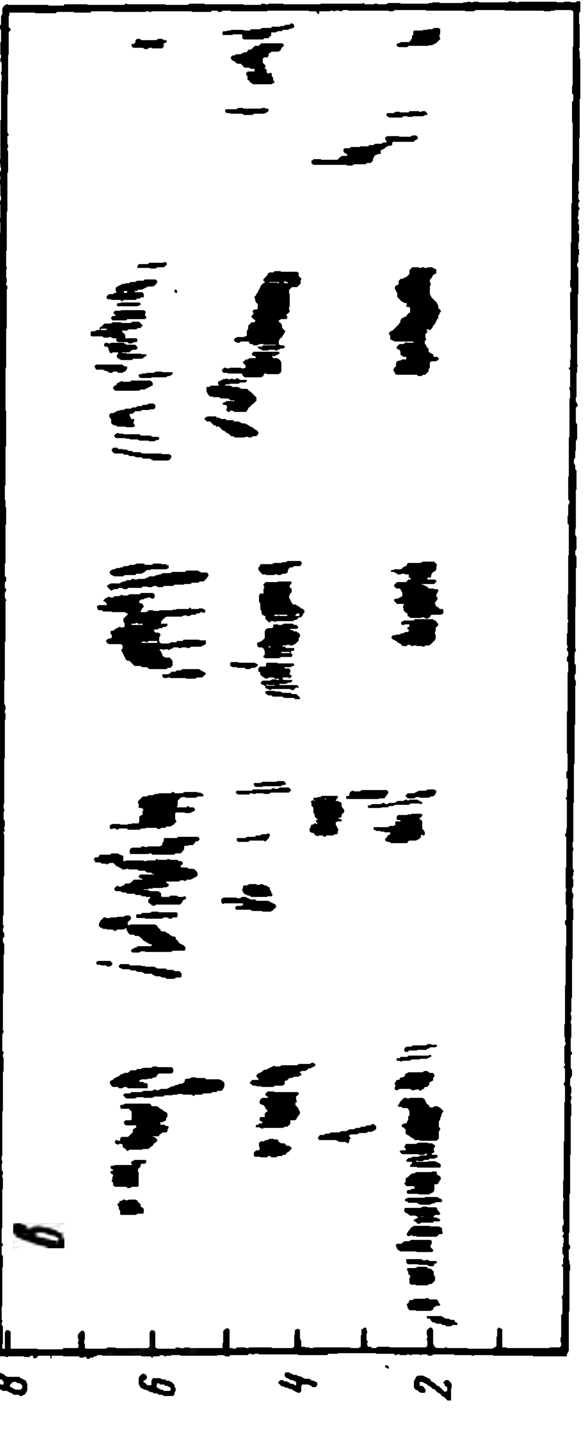

ж
0,25 с

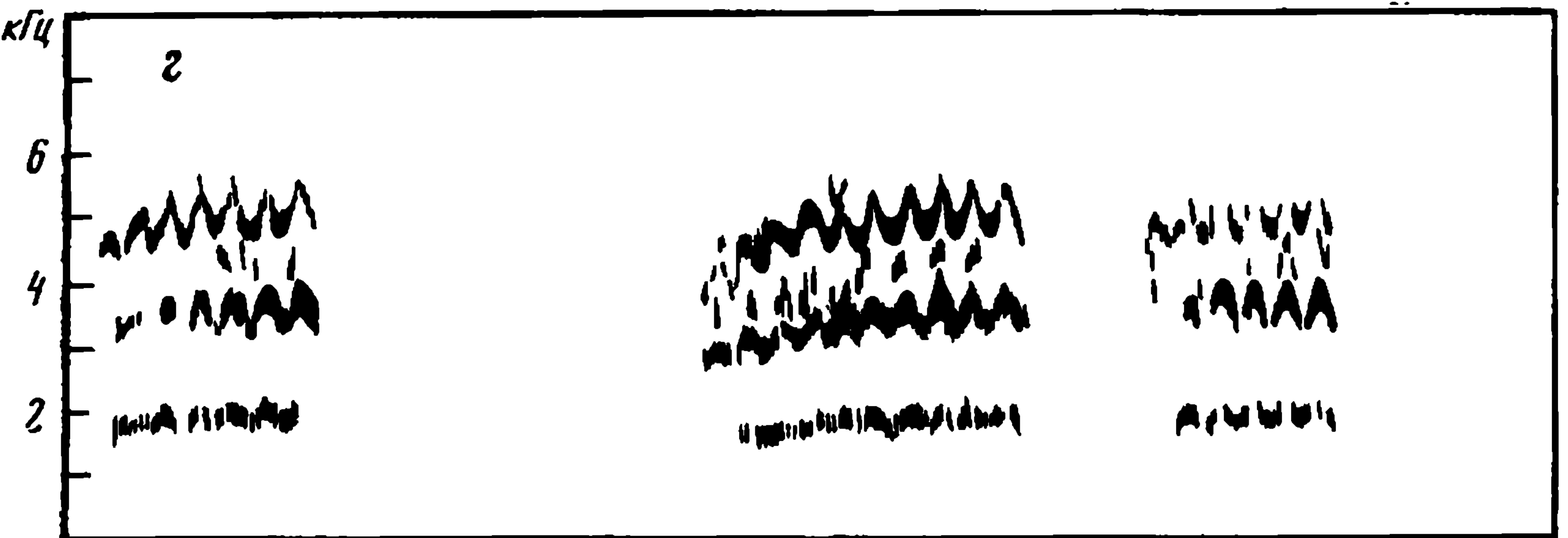

з

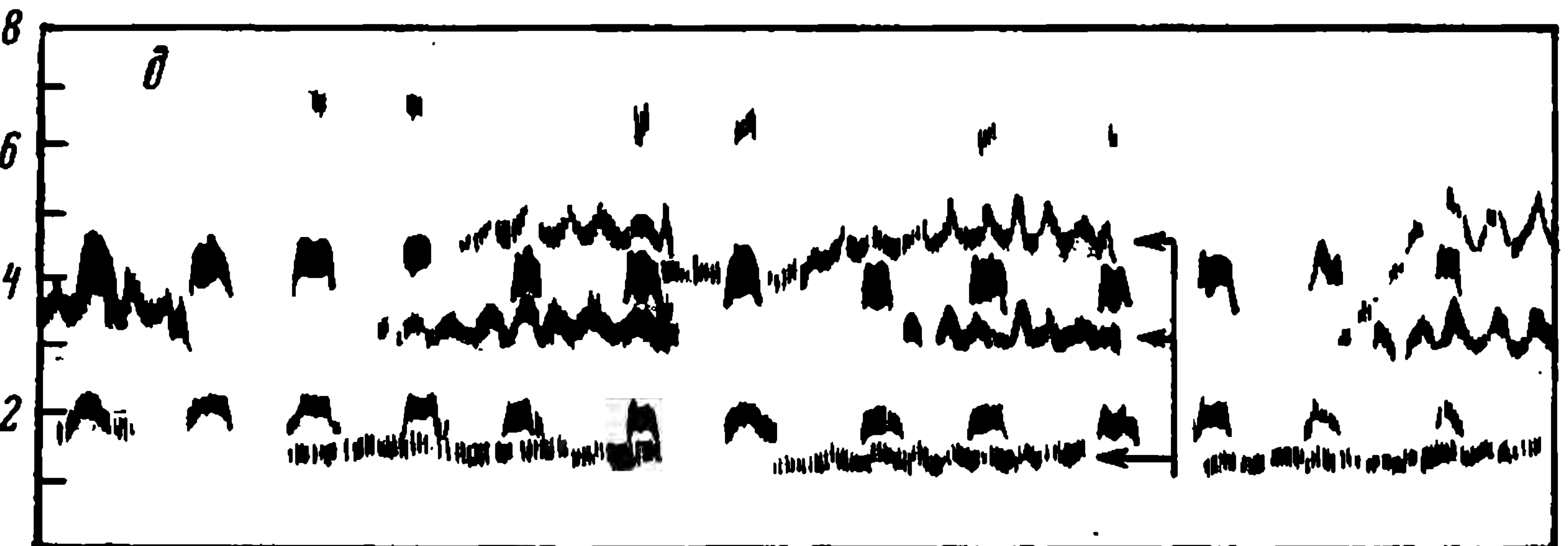

и

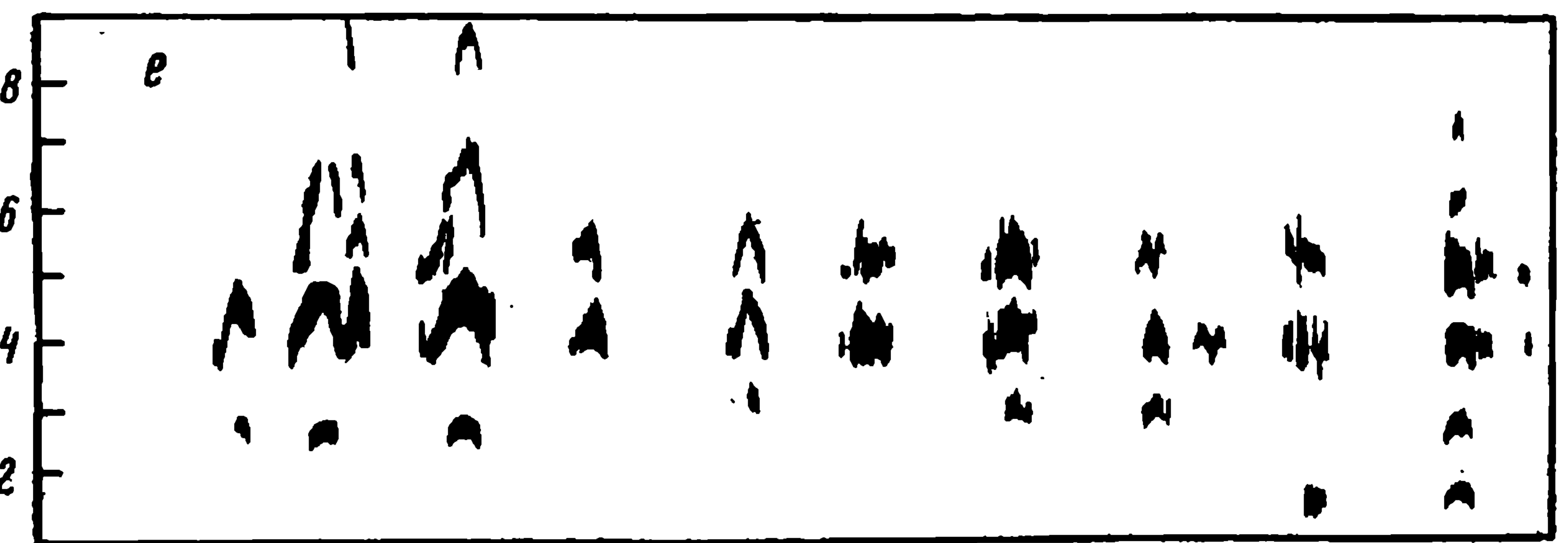

а
кГц
6
4
2

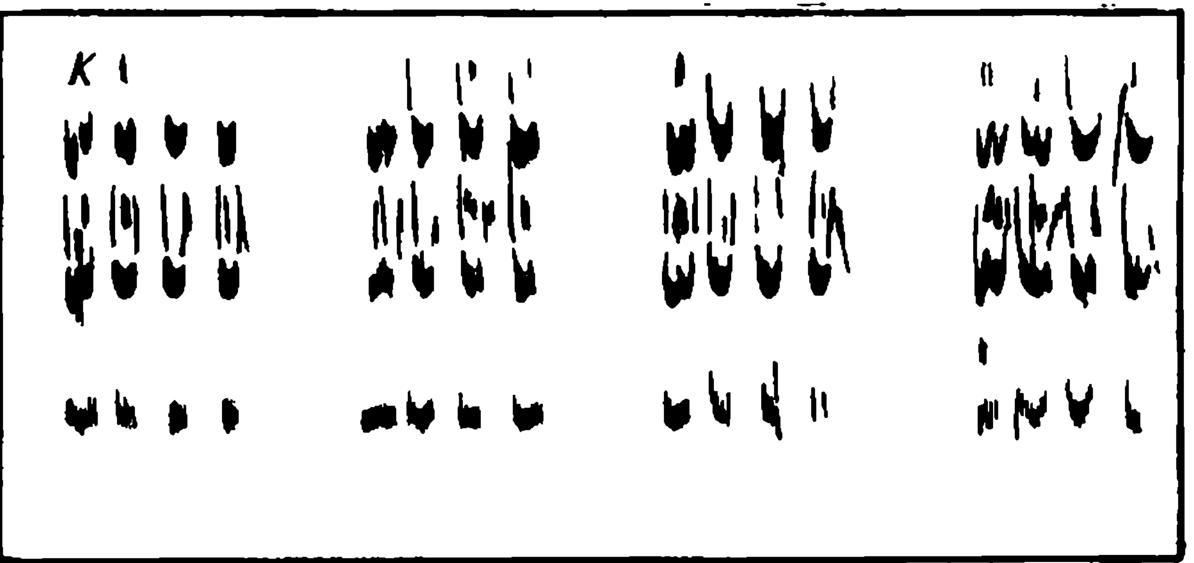

б
8
6
4
2


в
8
6
4
2









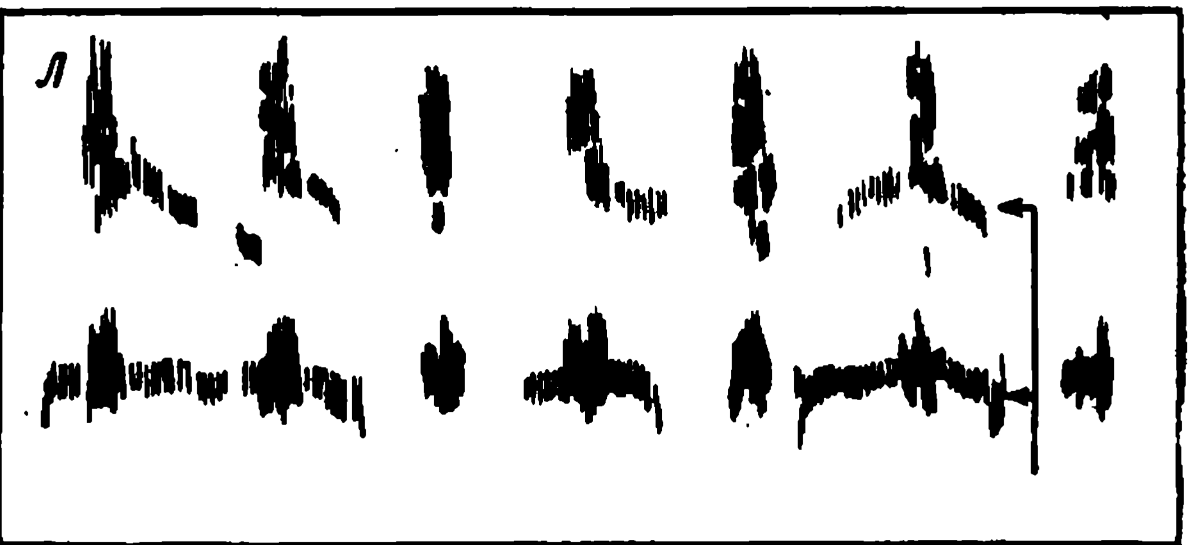


Рис. 108. Основные акустические сигналы Falco tinnunculus (слева — *а—е*) и F. naumanni (справа — *ж—л*)

а—ж — гомологичные друг другу повседневные позывки (сигнал 1); *б* — сигнал 2 («циканье»), возможным гомологом которого является изредка отмечаемое у степной пустельги тихое «чеканье» (сигнал 2А); *з* — сигнал 5 («храпение»), не имеющий гомолога в лексиконе обыкновенной пустельги; *в, и* — гомологичные друг другу сигналы 3А (вокализация самцов); *г* — сигнал 3Б (вокализация самок); *к* — отчасти сходный по структуре с предыдущим сигнал из вокального репертуара самцов; *д, л* — вокализация половых партнеров в момент копуляции (у обыкновенной пустельги самец издает сигнал 1, самка — сигнал 3Б; у степной пустельги самец издает сигнал 1, самка — в том же ритме сигнал типа 5); *е* — сигнал 4 (реакция на потенциального пернатого хищника)

в большинстве случаев не удается обнаружить каких-либо жестких функциональных связей между оптическими и вокальными компонентами сигнализации. Это является одной из причин отсутствия стереотипности в организации социальных взаимодействий, которые крайне изменчивы по всем своим параметрам. В цитированной работе показано, что практически каждое взаимодействие, предшествующее копуляции, у каждого данного вида представляет собой, в общем, уникальную последовательность событий.

4.3.1В. Сходство и различия в структуре сигнализации и в коммуникативном поведении обыкновенной и степной пустельг

Анализируя моторику поведения как источник визуальных сигналов, мы обнаруживаем, что на нулевом уровне его интеграции (наборы исходных ЭДА) и на первом уровне (континуумы поз) различия между обыкновенной и степной пустельгой отсутствуют или совершенно незначительны. Практически идентична также моторика саморекламирующего полета самцов.

Вместе с тем вполне определенные различия обнаруживаются на более высоких уровнях интеграции поведения, в частности, в пространственно-временной организации взаимодействий, ведущих к копуляции. Эти различия складываются под влиянием таких взаимосвязанных факторов, как степень экспрессивности поведения особей того и другого вида, общий характер их двигательной активности, взаимная ориентация половых партнеров в преддверии копуляции и т. д. Для степной пустельги характерны меньшая экспрессивность поведения и меньшая двигательная активность: если члены пары обыкновенных пустельг широко и независимо друг от друга перемещаются внутри поселения, самец и самка в парах степных пустельг могут часами сидеть друг подле друга на одной и той же излюбленной присаде (см. также: Cramp, Simmons, 1980a). В это время у них обычна комфортная активность (чистки оперения). Время от времени партнеры обмениваются акустическими сигналами. Подобные длительные периоды инактивности предшествовали половине всех наблюдавшихся нами копуляций у степных пустельг.

Длительное пребывание партнеров друг подле друга совершенно не характерно для обыкновенной пустельги. У этого вида тесные контакты самца и самки наблюдаются лишь в короткие периоды, непосредственно предшествующие копуляции, при передаче корма от самца к самке и при смене их на гнезде. У степной пустельги члены пары постоянно ориентированы друг на друга, что ведет к большой частоте копуляций в постоянных местах их встреч вне непосредственных окрестностей гнезда. У одной пары 20 из 24 наблюдавшихся спариваний имели место на одном и том же дереве, удаленном от гнезда этой пары примерно на 90 м. У обыкновенной пустельги места копуляций распределены внутри поселения более или менее случайно, и, кроме того, для этого вида в данном регионе не характерны копуляции на деревьях.

У обыкновенной пустельги последовательные копуляции более явно объединяются в серии, чем у степной (рис. 109), а при сравнении длительности самих копуляций намечается тенденция к большей их продолжительности у первого вида (рис. 110; $t=1{,}46$, $P=0{,}14$).

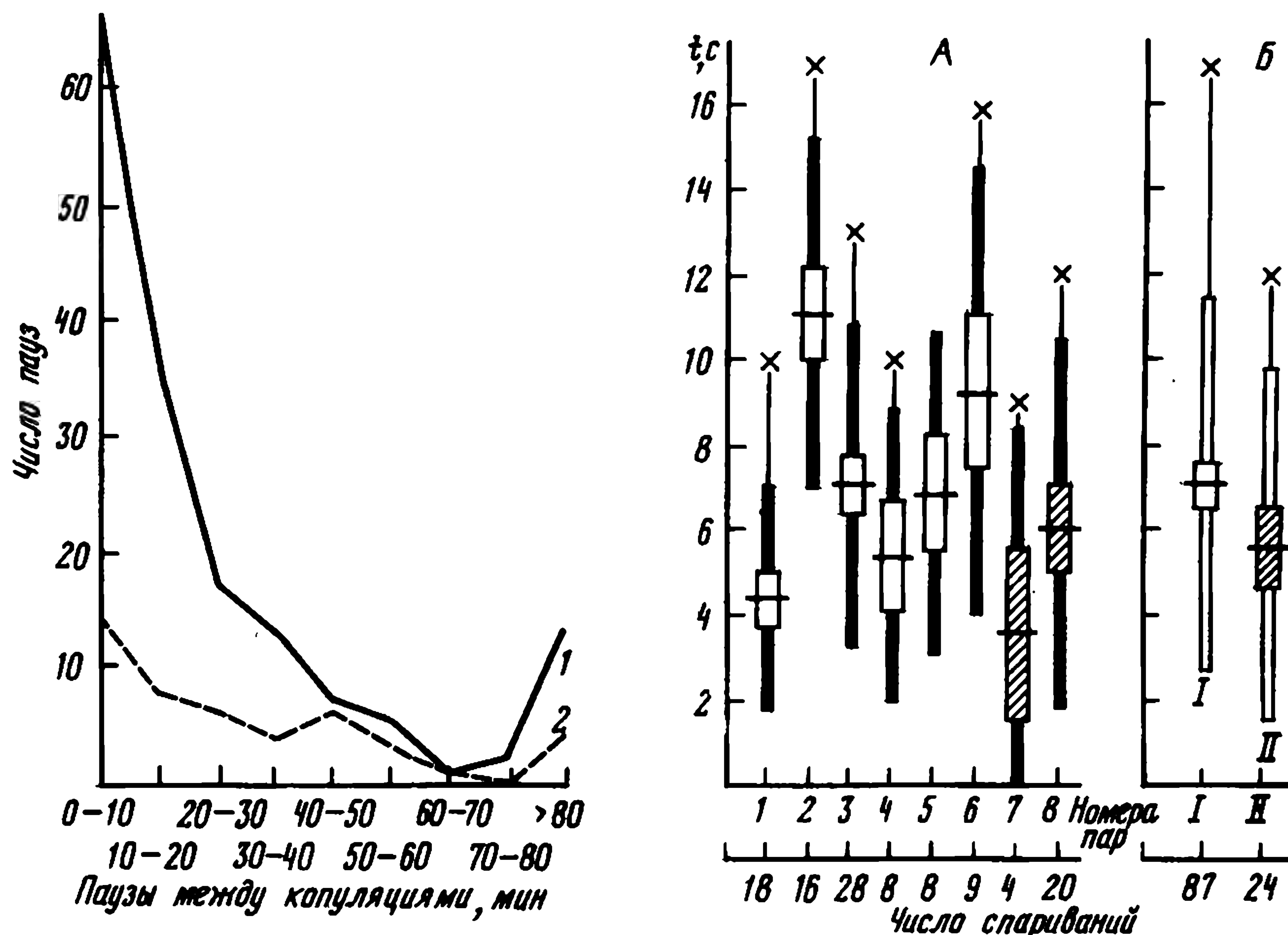


Рис. 109. Распределение продолжительности пауз между копуляциями

1 — F. tinnunculus (150 пауз); *2* — F. naumanni (46 пауз)

Рис. 110. Длительность копуляций у шести пар F. tinnunculus (*1—6*) и двух пар (*7—8*) F. naumanni (*А*) и средняя длительность копуляций для каждого вида (*Б*)

I — F. tinnunculus, II — F. naumanni; приведены средние, стандартные ошибки, средние квадратичные отклонения и абсолютные максимальные значения. Из: Костина, Панов, 1979

Межвидовые различия в вокализации затрагивают не только структуру самих сигналов (см. выше 4.3.1Б), но и характер использования гомологичных вокальных сигналов. В качестве примера сопоставим количественные данные по характеру вокализации самцов и самок в 20 предкопуляционных взаимодействиях обыкновенной пустельги и в 15 — степной пустельги (прочерки означают отсутствие соответствующих сигналов в репертуаре данного вида):

Базовые акустические сигналы	F. tinnunculus		F. naumanni		Базовые акустические сигналы	F. tinnunculus		F. naumanni	
	♂♂	♀♀	♂♂	♀♀		♂♂	♀♀	♂♂	♀♀
1	0	0	97	21	3	861	49	377	646
2	608	73	—	—	5	—	—	132	124
2А	—	—	48	17					
					Всего	1469	122	654	808

На основе приведенных данных складывается впечатление, что половой диморфизм в акустическом поведении при такого рода взаимодействиях более выражен у обыкновенной пустельги, чем у степной, — в основном из-за более высокой акустической активности самок второго вида.

4.3.2. Резюме: взаимная индифферентность обыкновенной и степной пустельг — главный фактор их автономного существования

В обширных районах симпатрии обыкновенной и степной пустельг пары этих видов сплошь и рядом гнездятся бок о бок и в одни и те же сроки. Как известно, обыкновенная пустельга — типичный убиквист (Дементьев, 1951).

При отсутствии высокоствольных древесных насаждений с готовыми гнездовыми убежищами в виде гнезд других видов крупных птиц обыкновенная пустельга охотно селится во всевозможных пустотах каменистых склонов, обрывов по берегам рек и т. д. Эти же места являются типичным гнездовым биотопом степной пустельги. Именно здесь пары обоих видов очень часто селятся в составе смешанных поселений — в более или менее равном числе либо с явным преобладанием того или другого вида.

Отсутствие межвидовой пространственной сегрегации внутри таких поселений открывает возможность для большого числа контактов как между однополыми, так и между разнополыми неконспецифическими особями. Несмотря на это, такие контакты практически не наблюдаются — даже в периоды присутствия в поселении холостых особей с их высоким уровнем половой мотивации, когда вероятность неадекватных реакций на неспецифические стимулы достаточно высока.

В исследованном нами смешанном поселении в Бадхызе размножение обыкновенных и степных пустельг протекает в целом достаточно синхронно.

Вероятно, образование большей части пар у первого вида происходит в более ранние сроки, чем у второго. У нескольких пар, которые мы застали уже сложившимися в первых числах апреля, период интенсивных копуляций охватывал период с 1 по 23.IV [14]. Самцы степной пустельги были отмечены здесь уже 30.III, а первую копуляцию мы наблюдали 6.IV. Первые яйца в гнезде обыкновенной пустельги были обнаружены в этом году 16.IV, тогда как у одной из пар степных пустельг начало насиживания, по нашим предположениям, должно быть приурочено к первым числам третьей декады апреля.

На протяжении этого месяца в поселении время от времени появлялись холостые особи обоих видов (8.IV — самец степной пустельги, 13.IV — самец и самка обыкновенной). Холостые самки первого вида, не имеющие постоянных партнеров, могут спариваться с конспецифическими самцами, находящимися в составе моногамных пар, а иногда, по-видимому, даже формируют временные гомосексуальные пары (Панов, 1978, с. 225; относительно такой возможности у других видов птиц см.: Conover, Hunt, 1984; Hunt et al., 1984). Существует точка зрения, что тенденция к промискуитету может способствовать случайной межвидовой гибридизации (см. 1.4).

[14] Восточнее, на той же широте (южный Узбекистан, долина р. Ширбад), мы наблюдали наиболее раннюю копуляцию 11.III 1971 г.

Ничего подобного в данном случае мы не наблюдали. Холостые особи обоих полов, как и особи, находящиеся в парах, не проявляют ни малейшего интереса к «свободным» партнерам другого вида.

Из всего сказанного можно заключить, что при отсутствии каких-либо внешних (экологических) барьеров формирование смешанных пар из особей обыкновенной и степной пустельг в сколько-нибудь естественном спектре условий полностью исключено. Разумеется, подобная взаимная индифферентность имеет в своей основе высоко развитую способность особей этих видов выделять потенциального конспецифического партнера, как некую релизерную схему, из потока внешней информации, не имеющей релизерного значения в сфере репродуктивных отношений. В этом смысле самец степной пустельги с его видоспецифической вокализацией представляет для сексуально активной самки обыкновенной пустельги ничуть не больший интерес, чем любая другая особь из числа совершенно неродственных видов. Мы полагаем, что такого рода случаи полной взаимной индифферентности между особями генеалогически близких видов едва ли продуктивно обсуждать в качестве иллюстрации стойкости этологической изоляции. Хотя в подобных ситуациях поведенческие факторы, взятые в их целостном комплексе, действительно обеспечивают ту самую взаимную индифферентность, дальше этого самоочевидного вывода пойти невозможно.

Проблема здесь состоит скорее в том, как именно животные опознают и дифференцируют сложные полимодальные структуры.

Имеющиеся в литературе указания на возможность появления гибридов обыкновенной и степной пустельг (Дементьев, 1951, с. 155) свидетельствуют лишь о том, что при определенных стечениях обстоятельств (1.4) в единичные эпизоды гибридизации могут оказаться вовлеченными виды, представители каждого из которых в норме не воспринимают индивидов другого в качестве потенциальных половых партнеров.

4.4. Синий каменный дрозд Monticola solitarius (Linnaeus, 1758) — пестрый каменный дрозд M. saxatilis (Linnaeus, 1766)

Внутри рода Monticola, как он принимается в большинстве таксономических сводок (Ripley, 1952; 1964; Vaurie, 1959), недавно предложено выделять компактную группу «лесных каменных дроздов» Orocetes [15] в противопоставлении скальным формам (собственно Monticola), куда входят, в частности, синий и пестрый каменные дрозды (Нейфельдт, 1966). Вместе с тем, как подчеркивает этот автор, последние два вида генеалогически не столь уж близки и, вероятно, связаны в своем происхождении с разными зоогеографическими областями.

Синий и пестрый каменные дрозды широко симпатричны (рис. 111) и в районах совместного обитания нередко гнездятся бок о бок в одних и тех же местообитаниях. В этих регионах сезоны гнездования обоих видов широко перекрываются.

Таким образом, здесь может быть поставлен вопрос об этологических сторонах их взаимоотношений в условиях достаточно тесного сосуществования.

[15] Л. С. Степанян (1978а) использует для этой группы родовое имя Petrophila.

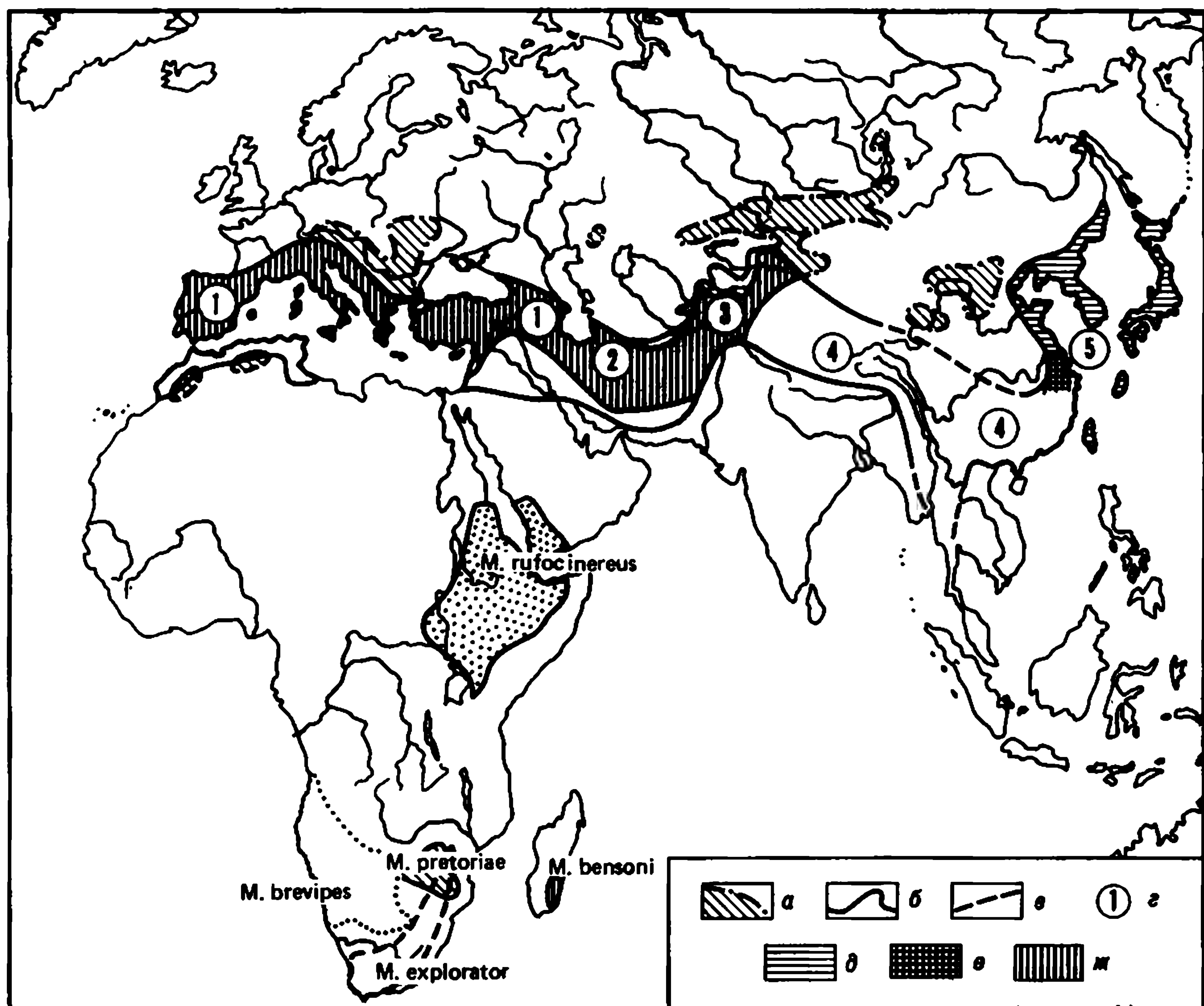


Рис. 111. Ареалы пестрого каменного дрозда (*а*), синего каменного дрозда (*б, в*) и африканских эндемиков, близких первому виду

в — невыясненные границы ареала синего каменного дрозда; *г* — его подвиды (*1* — solitarius, *2* — longirostris, *3* — pandoo, *4* — affinis, *5* — philippensis); *д* — ареал последней формы; *е* — зона ее контакта и гибридизации с формой affinis; *ж* — области симпатрии синего и пестрого каменных дроздов. Пестрый каменный дрозд по одним авторам монотипичен, по другим включает в себя до трех подвидов (saxatilis — северная Африка и Европа, coloratus — Малая Азия, turkestanicus — Средняя Азия и далее к востоку)

Интересующие нас виды характеризуются сходными размерами особей (данные измерения яиц дают величины 27,46×19,77 мм для синего каменного дрозда и 26,69×19,56 мм — для пестрого: (Makatsch, 1974). И самцы, и в меньшей степени самки хорошо различаются по окраске (рис. 112, 113) и пропорциям (более короткий хвост у пестрого каменного дрозда, более массивный клюв — у синего). Таким образом, уже сам внешний облик особей (силуэт и окраска) может в принципе служить достаточно надежным опознавательным признаком. Это обстоятельство, а также несомненные различия в повседневном и сигнальном поведении этих видов (Панов, в печати) легко объясняют тот факт, что на протяжении многих лет наблюдений мы ни разу не отмечали никаких контактов между особями этих видов.

Любопытно, однако, что даже при всех этих условиях синий и пестрый каменные дрозды изредка вступают в гибридизацию (Gray, 1958). Это обстоятельство делает полезным сравнительный анализ их поведения для выявления всей суммы этологических различий, которые в нормальных условиях обеспечивают автономное существование данных видов в обширной области перекрывания их ареалов.

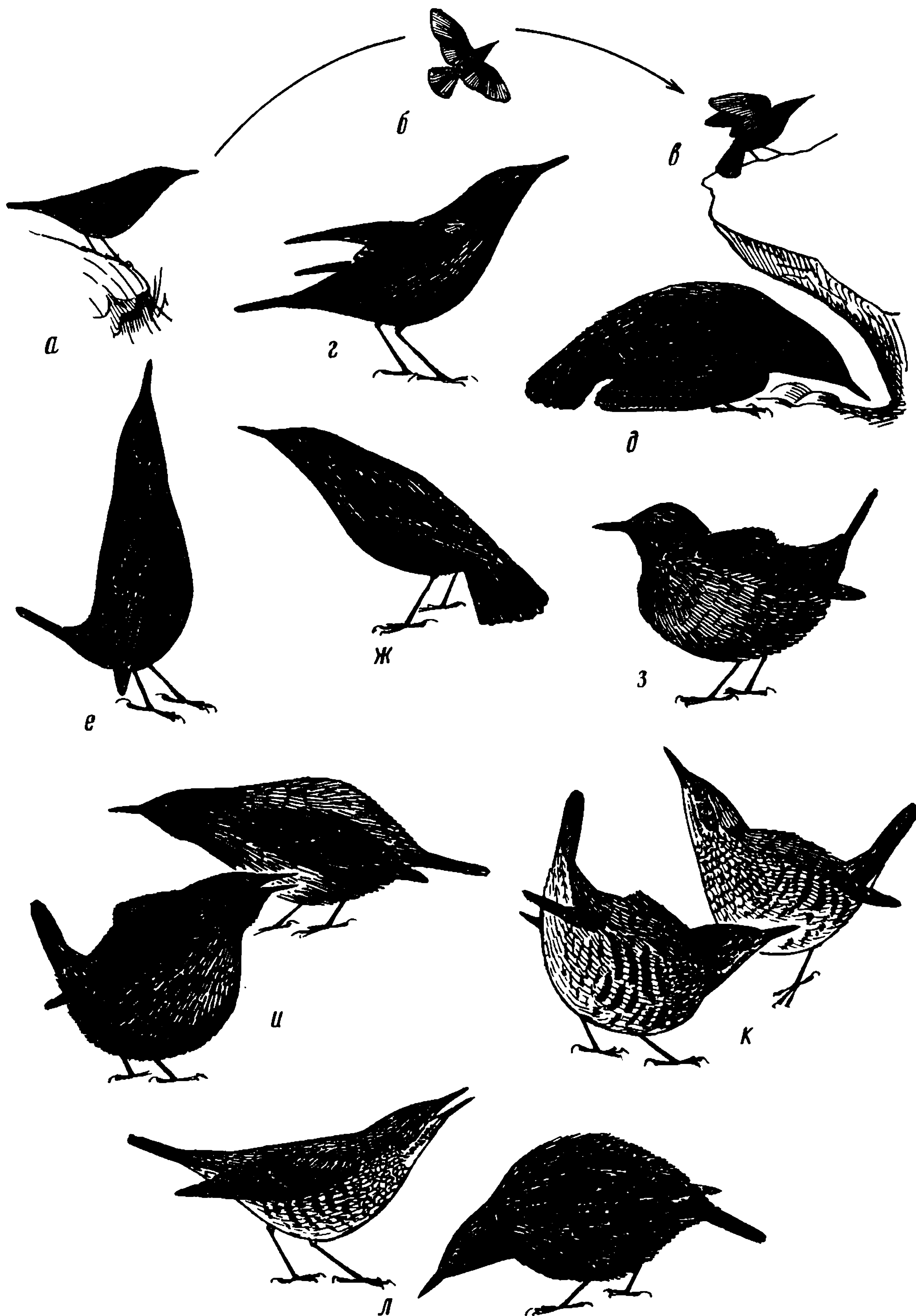


Рис. 112. Элементы из континуума сигнального поведения синего каменного дрозда Monticola solitarius

а—в — демонстративный полет самца; *г* — одна из поз, наблюдаемых на стадии образования пар; *д* — демонстрации самца в нише на стадии копуляции; *и* — позы самцов при песенных дуэлях на общей границе их территории; *к* — агонистическое взаимодействие самок; *л* — типичные позы партнеров во время взаимодействий на стадии консолидации пары; *е—з* — позы самцов, сопровождающие самые разные типы социальных взаимодействий

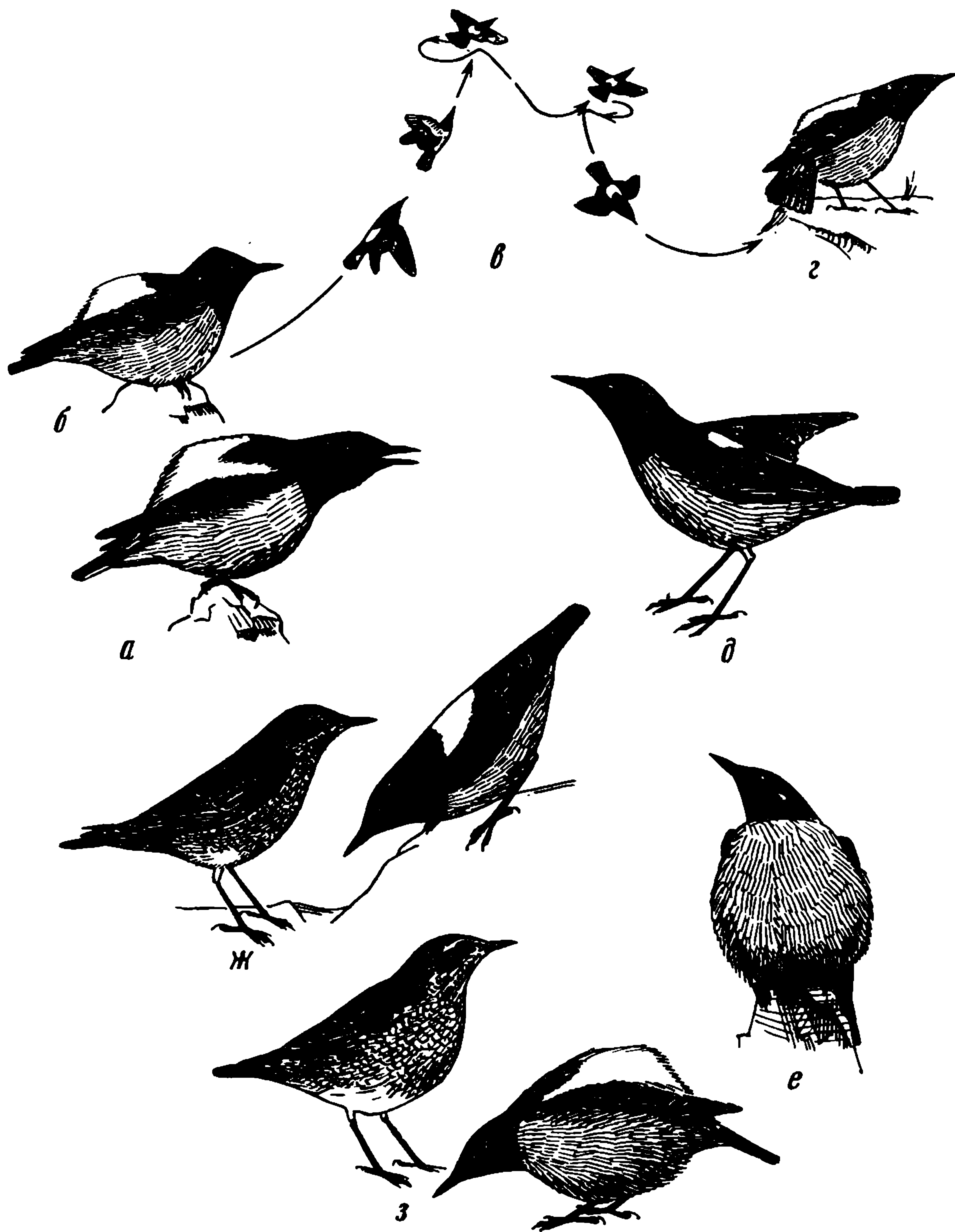


Рис. 113. Элементы из континуума сигнального поведения пестрого каменного дрозда Monticola saxatilis

а—г — комплекс поведения, центральным звеном которого служит демонстративный саморекламирующий полет самца (*а* — поза в момент произнесения своеобразных «хрипящих» слогов удлиненной песни); *д* — характерное подбрасывание одного крыла самцом в состоянии высокого возбуждения (в частности, при формировании пары); *е—з* — демонстрации самца при взаимодействиях с самкой на стадии консолидации пары (поза «*е*» обычно предшествует сближению самца с самкой, после чего он принимает «сгорбленную» позу, изображенную в позиции «*з*»)

4.4.1. Сравнительный анализ поведения синего и пестрого каменных дроздов

4.4.1А. Общая схема социальных взаимодействий на протяжении репродуктивного цикла

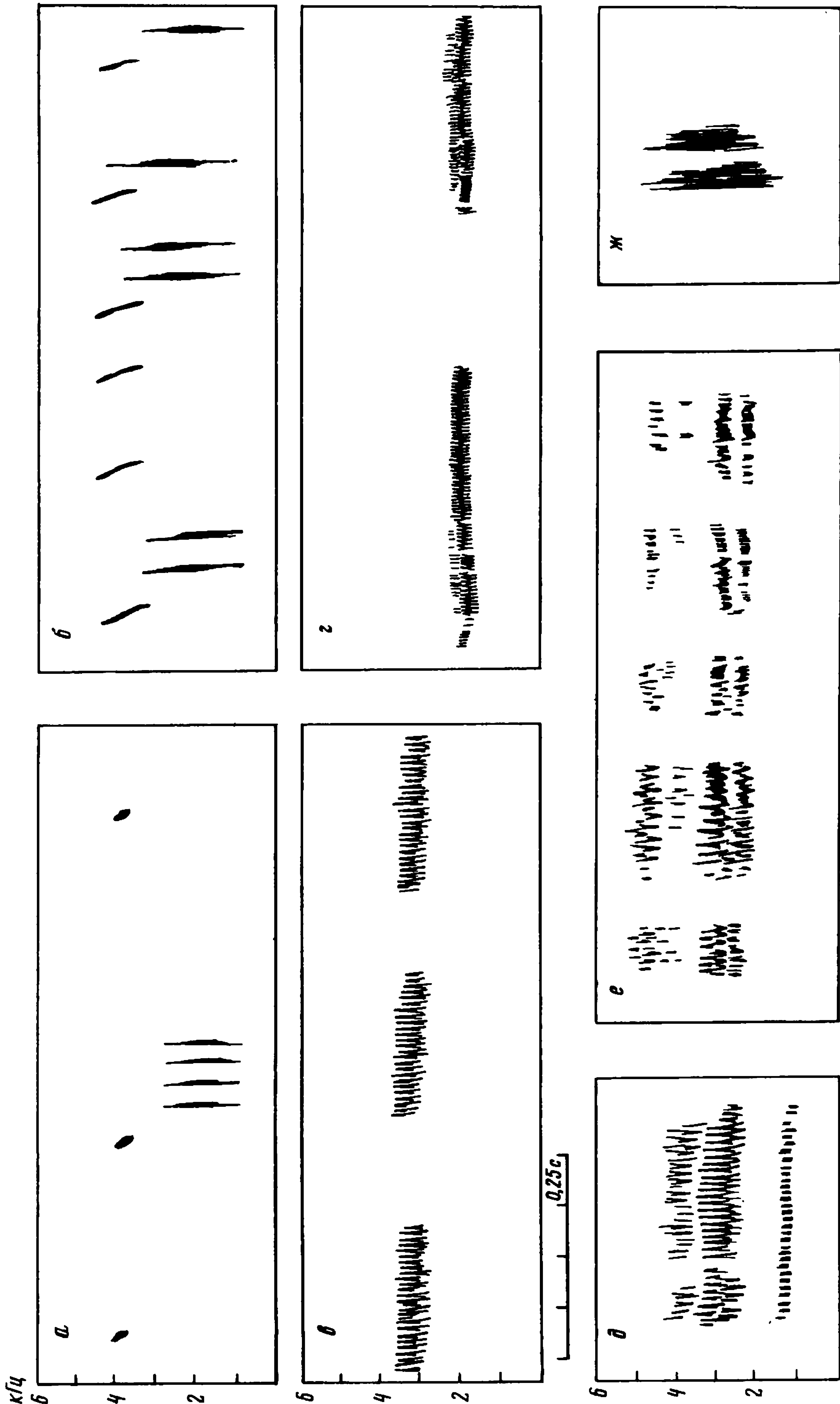
Общая схема социальных отношений в формирующихся и размножающихся демах этих видов ничем существенным не отличается от таковой у других перелетных и территориальных видов Дроздовых, таких, в частности, как каменки (см. 3.1, 3.2, 4.1). В период формирования гнездящейся популяции многочисленные конфликты на почве распределения территории наблюдались у синего каменного дрозда и ни разу не отмечены у пестрого (даже в тех случаях, когда активно саморекламирующие самцы последнего вида находились в сфере взаимной видимости или слышимости). Территориальные конфликты между самцами (иногда — и между самками) синего каменного дрозда отличаются большой экспрессивностью. Часто они имеют характер «песенных дуэлей», продолжающихся до 3 ч кряду. Не исключено, что полное отсутствие подобных взаимодействий у пестрого каменного дрозда обязано просто низкой плотности популяции этого вида в местах наших наблюдений (в частности, в Копетдаге). Вместе с тем напрашивается мысль о существовании реальных, видоспецифических различий в территориальном поведении этих видов, значительно ярче выраженном у синего каменного дрозда.

Прочие типы взаимодействий во многом соответствуют таковым у каменок, причем это касается не только пространственно-временной организации взаимодействий, но также ряда используемых здесь демонстративных поз (таких, например, как «сгорбленная поза» — сравни рис. 112, *л* и 113, *з* с рис. 90, позиция *8*) и даже акустических сигналов (см. ниже).

4.4.1Б. Репертуары сигнальных средств у синего и пестрого каменных дроздов

В сфере оптической сигнализации у каменных дроздов, как и у других изученных нами видов Turdidae, не удается обнаружить какого-либо конечного набора дискретных демонстративных поз, однозначно соответствующих тому или иному коммуникативному контексту. Мы обнаруживаем здесь многомерный континуум, основанный на более или менее свободной комбинаторике таких признаков, как угол наклона туловища к горизонтали, степень распушения контурного оперения спины, брюшка и головы, положение головы и хвоста относительно оси тела и рулевых относительно друг друга. При описании конфигурации поз синего каменного дрозда удобно использовать матрицу, ранее предложенную для структурного анализа оптической сигнализации у каменок (Панов, 1978, с. 49). Эта матрица оказывается избыточной при описании соответствующих форм поведения пестрого каменного дрозда, у которого отсутствуют всевозможные вертикальные позы (подобные изображенной на рис. 112, *в*), резко ограничены движения хвоста в вертикальной плоскости и т. д.

Общим моментом сигнального поведения обоих видов является присутствие в их репертуарах оптически-вокального комплекса дистанционного действия, а именно саморекламирующего полета самцов. Однако этот полет у каждого вида обладает выраженной видовой спецификой как в акус-


кГц
6
4
2
0,25 с
а
б
в
г
д
е
ж

тической части, так и (в еще большей степени) — в моторной (см. ниже, 4.4.1В).

Репертуар акустических сигналов у обоих видов представлен двумя основными типами позывок и сильно изменчивыми песнями, в структурном континууме которых можно условно выделить два-три их типа. Среди позывок один их тип представлен тоновым, а второй — шумовым звуком. И тоновые, и шумовые позывки обоих видов явно попарно гомологичны друг другу и соответствующим позывкам многих других дроздовых (глухому и звонкому щелчкам у Oenanthe, Saxicola, Phoenicurus, Tarsiger и т. д.). Межвидовые различия у каменных дроздов затрагивают не только частотные и временные характеристики обоих этих вокальных элементов, но также (в ничуть не меньшей степени) способы их организации в секвенции (см. рис. 114, *а*, *б* и ниже,— 4.4.1В). У обоих видов эти позывки используются в сходных ситуациях — при ориентировочной реакции, в момент тревоги у гнезда, в ключевых взаимодействиях самца с самкой (тоновая позывка), при пищевой деприваций (она же) и т. д. (подробнее см.: Панов, в печати).

Среди сложных вокальных конструкций (песен) у синего каменного дрозда четко выделяются два типа, различные как по структуре, так и по функции (рис. 115). Первый представляет собой короткую песню длительностью порядка 1,7—3,0 с, внутри которой на сонограммах выделяется от 17 до 23 нот, большинство из которых представлено узкополосными тоновыми элементами. Спектр заполнения — от 2,5 до 5,5 кГц. Это — типичный сигнал самцов при саморекламировании. Произносится он с песенного поста или при демонстративном полете и функционально относится к категории извещающих песен. Второй тип песни используется и самцами, и самками при территориальных конфликтах (в позах, изображенных на рис. 112, *и, к*). Здесь полоса заполнения расширяется в более высокочастотные области спектра — до 10 кГц, разнообразие исходных акустических элементов резко увеличивается: узкополосные тоновые сигналы почти полностью уступают место звукам типа коротких трелей и вибрато, характерными становятся обертоны (рис. 115, *д—ж*). В песне выявляются устойчивые по структуре фразы длительностью до 1,75 с, которые в комбинации с другими, более изменчивыми конструкциями повторяются по многу раз. Эти вокальные комплексы разделены короткими паузами, но в целом песня воспринимается как слитная и обычно произносится на протяжении многих минут.

Наконец, можно упомянуть еще один вариант песенных конструкций, обычно произносимых самцом во время саморекламирующего полета. Это так называемая удлиненная песня, которая структурно весьма сходна с короткой извещающей песней, но отличается от нее большей продолжительностью.

←

Рис. 114. Основные сигналы типа «позывок» у Monticola solitarius (*а, в, д—ж*) и M. saxatilis (*б, г*)

а — гетеротипические секвенции коротких щелчков и коротких свистов (сигнал тревоги) у синего каменного дрозда; *б* — то же, у пестрого каменного дрозда; *в* — вокализация птенцов синего каменного дрозда при выпрашивании корма у родителей; *г* — то же, у птенцов пестрого каменного дрозда; *д* — спонтанная вокализация птенцов синего каменного дрозда при повышенной пищевой мотивации; *е* — вокализация при выпрашивании корма слетком синего каменного дрозда; *ж* — позывка в состоянии голода у особи того же вида в возрасте 5 мес. Все записи M. solitarius из Нахичеванской АССР, M. saxatilis — из южного Алтая

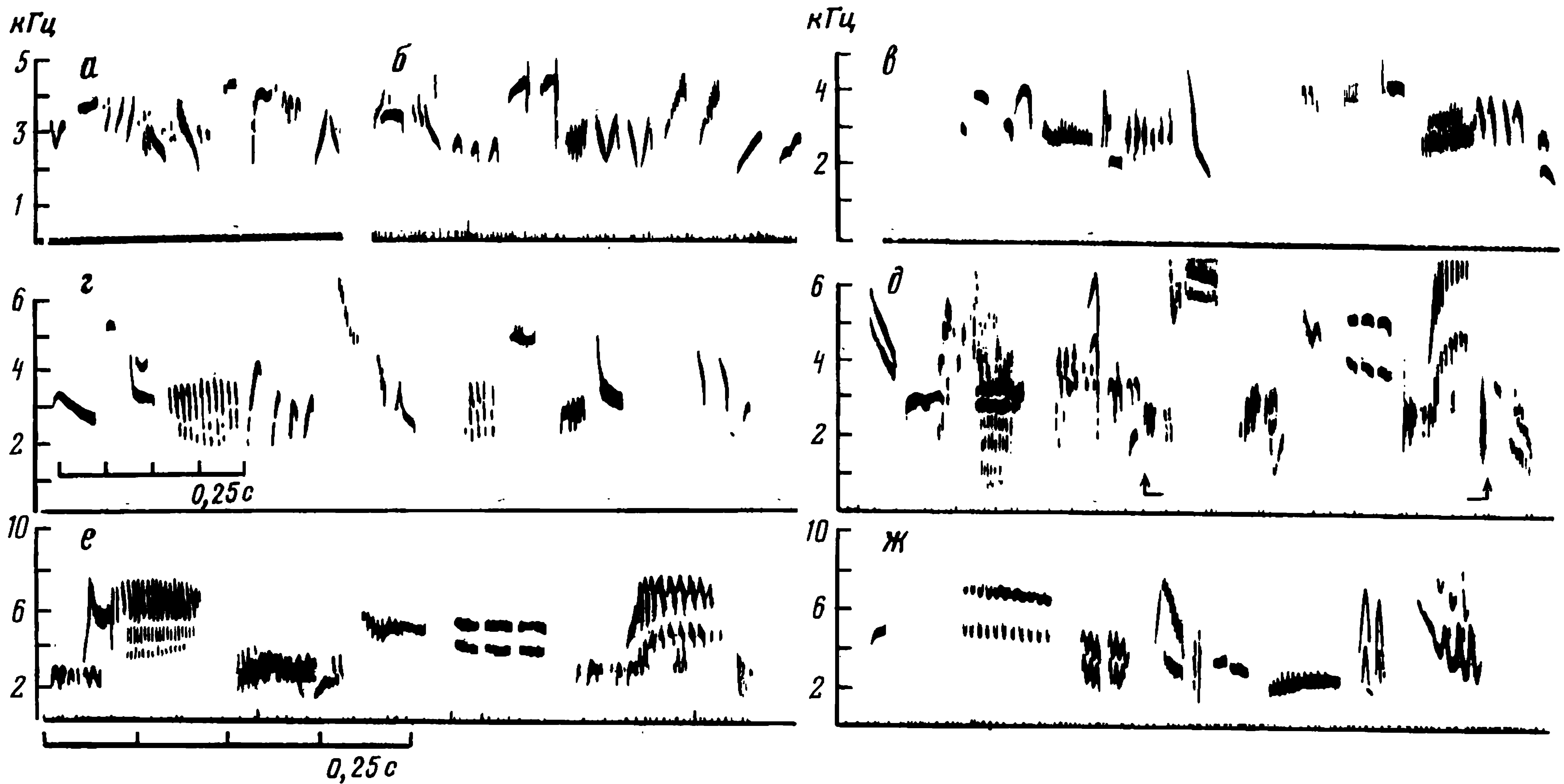


Рис. 115. Различные варианты песен Monticola solitarius (*а, д, е, ж*) и M. saxatilis (*б—г*)

а — короткая извещающая песня синего каменного дрозда (Копетдаг); *б, в* — тот же тип песни у пестрого каменного дрозда (*б* — Гиссарский хребет, *в* — Копетдаг); *г* — фрагмент удлиненной песни пестрого каменного дрозда во время демонстративного полета; *д* — фрагмент «агрессивной» песни синего каменного дрозда; *е* — детали структуры длинного варианта агрессивной песни синего каменного дрозда (фрагмент, ограниченный стрелками в позиции «*д*»); *ж* — короткий вариант агрессивной песни того же вида. Обе записи из центрального Копетдага

У пестрого каменного дрозда мы не имели возможности слышать агрессивную песню (соответствующую таковой песне второго типа у синего каменного дрозда) и полагаем, что она вообще отсутствует в репертуаре этого вида. У него выделяется тип короткой песни (рис. 115, *б, в*) и заметно отличающийся от нее тип удлиненной песни (рис. 115, *г*). Оба типа песни выполняют извещающую функцию. Первая во многом сходна с короткой песней синего каменного дрозда (длительность — 1,5—2,3 с, число нот — 9—17, спектр основных частот — от 2,0 до 4,5 кГц). Вторая по некоторым признакам напоминает агрессивную песню синего каменного дрозда (расширение спектра в высокочастотную область до 6,5 кГц; появление элементов с обертонами, вибрато, трелей, широкополосных элементов; ритмическое повторение коротких фигур, реже — сложных фраз). Эта песня в вдие сплошной последовательности произносится самцом во время саморекламирующего полета, который у пестрого каменного дрозда отличается в среднем гараздо большей длительностью, чем у синего каменного дрозда.

4.4.1В. Основные различия в сигнальном поведении синего и пестрого каменных дроздов

Помимо многих уже отмеченных различий в репертуарах сигнальных средств (разные наборы ЭДА, физические характеристики исходных акустических элементов и формирующихся из них конструкций) и в особенностях взаимодействий между конспецифическими особями (отсутствие дифференцированного территориального поведения у пестрого каменного дрозда), можно отметить и целый ряд других.

Саморекламирующее поведение самцов у интересующих нас видов принципиально различно в своей моторной части. В отличие от синего каменного дрозда, у которого саморекламирующий полет является лишь слегка видоизмененной версией повседневного полета, у пестрого каменного дрозда он представляет собой специфически организованные, длительные воздушные демонстрации (сравни рис. 112, *а, б* и 113 *в, б*; подробнее см. Панов, 1988). Тот же характер различий выявляется при сравнении вокальных компонентов саморекламирующего полета: немного видоизмененная (за счет увеличения длительности) короткая песня у первого вида и специфичная именно для данного типа полета продолжительная песня у второго. Ее основной особенностью является своеобразная «машинная» ритмика, обязанная многократному повторению единообразных фраз (состав нот внутри фразы и способы их организации в фигуры варьируют в песенном репертуаре каждого самца и, кроме того, подвержены географической изменчивости).

Межвидовые различия в континуумах поз (см. рис. 112, 113) обусловлены в первую очередь большей подвижностью хвоста у синего каменного дрозда. Приподнятый кверху хвост является у первого вида характерным элементом множества поз, широко используемых особями обоих полов как в агонистических взаимодействиях, так и при всевозможных контактах между половыми партнерами. Вместе с тем у синего каменного дрозда отсутствует наклонная поза (рис. 113, *ж*), характерная для самца пестрого каменного дрозда при его взаимодействиях с самкой. Хотя контуры «сгорбленной» позы, принимаемой самцами обоих видов в момент брачных церемоний, одинаковы для обоих видов (см. рис. 112, *л*, 113, *з*), демонстрируемая при этом окраска совершенно различна. Различия усугубляются тем, что самцы синего каменного дрозда передвигаются

в этой позе шагом, а пестрого каменного дрозда — короткими прыжками.

Из всех вокальных сигналов у этих видов наиболее сходными являются короткие песни, хотя у пестрого каменного дрозда они обычно подчинены более четкой ритмической организации (чередование фигур, построенных на повторении 2—4 однотипных элементов). Кроме того, и для короткой, и для удлиненной песни этого вида особенно характерен «принцип контрастности» (Панов и др., 1978), основанный на чередовании нот с резко различными частотными и амплитудными характеристиками. Бросается в глаза обилие очень коротких элементов с мгновенным перепадом частоты (на 1—3 кГц, а в удлиненной песне — и больше, за время порядка 0,01 мс,— см. рис. 115, *г*). Используются также амплитудно модулированные тоновые элементы. Все это отличает песни этого вида от песен синего каменного дрозда с их гораздо более свободной комбинаторикой исходных элементов.

4.4.2. Резюме: факторы, обеспечивающие автономность существования синего и пестрого каменных дроздов

В обширных районах симпатрии оба вида зачастую занимают практически одни и те же местообитания (Зарудный, 1896; Абдусалямов, 1973; наши данные). Первый из этих авторов специально указывает, что излюбленные стации пестрого каменного дрозда в Копетдаге совпадают с таковыми второго вида. Оба они симбиотопичны с черными каменками и для ознакомления с характером местообитаний каменных дроздов можно обратиться к пунктам 3.1 и 4.1 настоящей работы. И синий, и пестрый каменные дрозды в горах Средней Азии распространены от полосы предгорий до высот порядка 2,5—3,5 тыс. м. В целом, однако, синий каменный дрозд более петрофилен и предпочитает фации с максимально расчлененным рельефом, тогда как бóльшая экологическая пластичность пестрого каменного дрозда позволяет ему мириться с относительно выровненными ландшафтами (Schmidt, Farkas, 1974). Однако в среднем диапазоне очерченного спектра условий оба вида в норме гнездятся бок о бок.

Оба вида появляются на местах гнездования в южных районах СССР рано и в близкие сроки. Первая встреча самцов синего каменного дрозда в северных предгорьях Копетдага датируется 5.III 1969 г. Семенники двух самцов, добытых в этот день, были уже сильно увеличены, достигая в длину 5—6 мм. Две самки в парах с самцами впервые отмечены в этом году 13 и 14.III. В 1969 г. в том же регионе многочисленные уже самцы заняли территории 12.III, наиболее ранние встречи самок датируются 21 и 22.III. Первые самцы пестрого каменного дрозда встречены здесь же 11 и 14.III 1969 г. и 22—23.III 1968 г., самки не отмечались до конца марта.

В горах Нуратау в 1984 г. самцы обоих видов появились одновременно 1—3.IV. В южном Казахстане прилет синего каменного дрозда наблюдался в разные годы между 24.IV и 9.V, пестрого — между 7.IV и 3.V (Гаврилов, 1970).

Более или менее синхронно проходит и гнездование основной массы пар этих видов во всех районах их симпатрии. В Копетдаге гнезда синего каменного дрозда с птенцами попадаются с первых чисел мая (5.V — наши данные; Зарудный, 1896). У некоторых пар пестрого каменного дрозда (вопреки факту их более позднего, в среднем, прилета) в это время птенцы

уже покидают гнезда (Зарудный, 1896). В Памиро-Алае слетки появляются у синего каменного дрозда 21—28.IV, у пестрого — 3.VII (вместе с тем 7.VII встречен выводок хорошо летающих молодых; Абдусалямов, 1983). В южном Казахстане первые слетки у синего каменного дрозда встречены 18.VI, птенцы разного возраста в гнездах пестрого каменного дрозда — с 1 по 22.VI; выводки хорошо летающих молодых — с 1.VII у первого вида, с 13.VI — у второго. У обоих видов в Казахстане гнездование сильно растянуто (Гаврилов, 1970).

Все эти данные свидетельствуют об отсутствии каких-либо экологических барьеров (топографических или временных), которые могли бы воспрепятствовать контакту разнополых особей рассматриваемых видов. Иными словами, их сугубо обособленное существование (отсутствие межвидовых контактов) в условиях тесной симбиотопии и при фактически одновременном гнездовании обязано единственному фактору, а именно абсолютной взаимной индифферентности и самцов, и самок по отношению к особям другого вида. Эта индифферентность является совершенно естественным следствием глубоких межвидовых различий во всех видовых опознавательных признаках и практически во всех сферах поведения.

* * *

В фауне дроздовых Палеарктики синий и пестрый каменные дрозды стоят особняком от всех прочих представителей семейства и в этом смысле могут рассматриваться в качестве морфологически и экологически «близких видов». Их принадлежность к общему филогенетическому стволу в каком-то смысле подтверждается и результатами сравнительно-кариологического анализа: оба вида имеют одинаковое число хромосом (2N=86) и сходную их морфологию, отличаясь в этом смысле от всех кариологически изученных видов Turdidae (pp. Calliope, Cyanosylvia, Phoenicurus, Saxicola, Oenanthe, Turdus; см. Панов, Булатова, 1972а; Bulatova, Panov, 1973). Все это делает вполне осмысленным вопрос о возможности сопряженной эволюции синего и пестрого каменных дроздов в условиях их широкой симпатрии.

В этом смысле резкие различия в сигнальном поведении данных видов (в особенности, в саморекламирующем поведении самцов) было бы заманчиво рассматривать в качестве одного из результатов такой сопряженной эволюции, например, как следствие отбора на несходство в видовых опознавательных признаках. Однако анализ характера ареалов синего и пестрого каменных дроздов и их ближайших родственников в сочетании с результатами сравнительно-этологических исследований сразу же заставляет отвергнуть эту точку зрения.

По всей видимости, симпатрия между синим и пестрым каменными дроздами установилась сравнительно недавно (возможно, не позднее плиоцена) — за счет встречного движения первого вида с востока, а второго — с запада. Ближайшим родственником синего каменного дрозда является M. (solitarius?) philippensis, который почти несомненно является древним компонентом фауны китайского типа (по терминологии Б. К. Штегмана, 1938). Не исключено, что он представляет собой связующее звено между Monticola solitarius s. str. и его уже не существующими предками. Этологически M. (s.?) philippensis и M. solitarius s. str. весьма близки (Панов, 1973а; в печати). Таким образом, если принять гипотезу о южноазиатском происхождении синего каменного дрозда (Нейфельдт, 1966,

с. 176), то можно сказать, что этологический облик этого вида сформировался задолго до момента установления его вторичного контакта с пестрым каменным дроздом.

Что касается этого последнего вида, то он, по всей видимости, связан в своем происхождении с африканским континентом (Нейфельдт, 1966; Schmidt, Farkas, 1974). В частности, было предложено считать его членом политипического вида M. saxatilis, куда входят также африканские эндемики brevipes, exporator, rupestris и др. (Meinertzhagen, 1951; Schmidt, Farkas, 1974). В последней работе эта точка зрения обоснована сравнительно-этологическими данными, которые показывают, что этологический облик пестрого каменного дрозда сформировался еще до начала его расселения к западу, навстречу синему каменному дрозду.

Таким образом, основные поведенческие особенности этих двух видов являются, по всей видимости, результатом их независимой дивергенции в период аллопатрии. Межвидовые различия в поведении этих видов весьма глубоки и отнюдь не ограничиваются рассмотреными выше особенностями сигнального поведения. Синий и пестрый каменные дрозды отличаются по характеру воздушной и наземной локомоции (в частности, для первого вида характерно передвижение по субстрату прыжками с перебежками, как у дроздов р. Turdus, а для второго — в основном прыжками), особенностями повседневных двигательных реакций («дрожание» хвоста у пестрого каменного дрозда, наподобие горихвосток, при отсутствии этого движения у другого вида и т. д.), моторикой и акустикой поведения птенцов (рис. 1.14, *в*, *г*) и целым рядом других поведенческих признаков (см.: Панов, в печати).

Хотя не исключено, что оба вида имеют общие филогенетические корни, уходящие в глубокое прошлое (о чем, в частности, свидетельствует сходство их кариотипов), в дальнейшем они прошли весьма долгий путь независимого становления и развития. За это время было накоплено множество различий во всех категориях поведения. Естественно, что этот поцесс системных преобразований поведения не мог не затронуть и те поведенческие структуры, которые мы склонны трактовать в качестве средств сигнализации. Однако на основе имеющихся сравнительно-этологических данных было бы преждевременно утверждать, что дивергенция этого «сигнального поведения» резко опередила дивергенцию прочих поведенческих признаков, не имеющих прямого отношения к системам видовых опознавательных сигналов (например, ювенильное поведение).

Можно предположить, что именно существование глубоких системных различий во всей структуре поведения этих видов, а не только в характере их дистантной сигнализации (саморекламирующие полеты и песни самцов) определяет полную взаимную индифферентность особей этих видов. Что же касается фундаментальных черт общности их поведения, придающих им облик «близких видов», то она обязана сохранению ряда признаков, характеризующих семейство Turdidae в целом и унаследованных, по-видимому, от общего предка всех его представителей.

В заключение стоит отметить, что единичные эпизоды гибридизации синего и пестрого каменных дроздов едва ли могут иметь какие-либо далеко идущие последствия. Семенники одного из самцов с промежуточной окраской, соединяющей в себе признаки обоих видов, были недоразвиты (Gray, 1958).

4.5. Толстоклювый пустынный снегирь Bucanetes githagineus (Lichtenstein, 1823) — монгольский пустынный снегирь B. mongolicus (Swinhoe, 1870)

В вопросе о степени морфологической и генеалогической близости названных форм в орнитологической литературе нет единства мнений, хотя существующие разногласия обязаны скорее необъяснимым недоразумениям, нежели реальным трудностям. Большинство авторов, начиная с конца прошлого века, придерживалось мнения об их несомненной видовой самостоятельности (обзор см. Степанян, 1983), причем первоначально эти виды относили даже к разным родам (см. также: Зарудный, 1896), что, на наш взгляд, достаточно оправданно (Панов, Булатова, 1972б). Вместе с тем в двух основных сводках по орнитофауне СССР (Дементьев, 1954б; Портенко, 1960) они рассматриваются в качестве подвидов одного вида B. githagineus, что абсолютно неприемлемо в свете давно известного факта их широкой симпатрии (Зарудный, 1900; рис. 116).

Л. С. Степанян (1966, 1983) сильно преувеличивает степень морфологического сходства этих видов, относя их к категории видов-двойников. Если следовать определению таковых, как репродуктивно изолированных форм, с трудом поддающихся диагносцированию (см.: Майр, 1947), то пустынные снегири не попадают в эту категорию, поскольку и самцы, и самки обоих видов без малейшего труда распознаются не только по коллекционным материалам, но и в поле. Е. В. Козлова (1975) дает перечень семи окрасочных признаков и трех размерных индексов, по которым можно безошибочно определить каждый экземпляр. Такого рода перечни приводили и другие авторы, в том числе и сам Л. С. Степанян (1983).

Так или иначе, бытующие представления о большой таксономической близости и (или) тесном морфологическом сходстве этих видов заставили нас с интересом отнестись к вопросу о характере их взаимоотношений в зоне симпатрии, и в частности о факторах, обеспечивающих жесткую репродуктивную изоляцию между ними (факт отсутствия в коллекциях каких-либо промежуточных экземпляров, которым можно было бы приписать гибридное происхождение, хорошо известен).

4.5.1. Сравнительный анализ поведения толстоклювого и монгольского пустынных снегирей

4.5.1А. Общая схема социальных взаимодействий в предгнездовой и гнездовой периоды

Вне периода размножения монгольскому толстоклювому снегирю свойствен стайный образ жизни (стаи включают в себя обычно от 4 до 20 особей). Иногда птицы держатся в смешанных стаях с черногрудыми и каменными воробьями. На ночевку стая устраивается обычно на обрыве или скальной стенке с обилием пустот. При выборе убежищ для ночлега строго соблюдаются индивидуальные дистанции порядка 1 м, а их нарушение приводит к большому числу конфликтов. Пары, по всей видимости, формируются в стаях.

У толстоклювого пустынного снегиря истинных стай мы никогда не наблюдали. Вне периода размножения птицы держатся поодиночке или

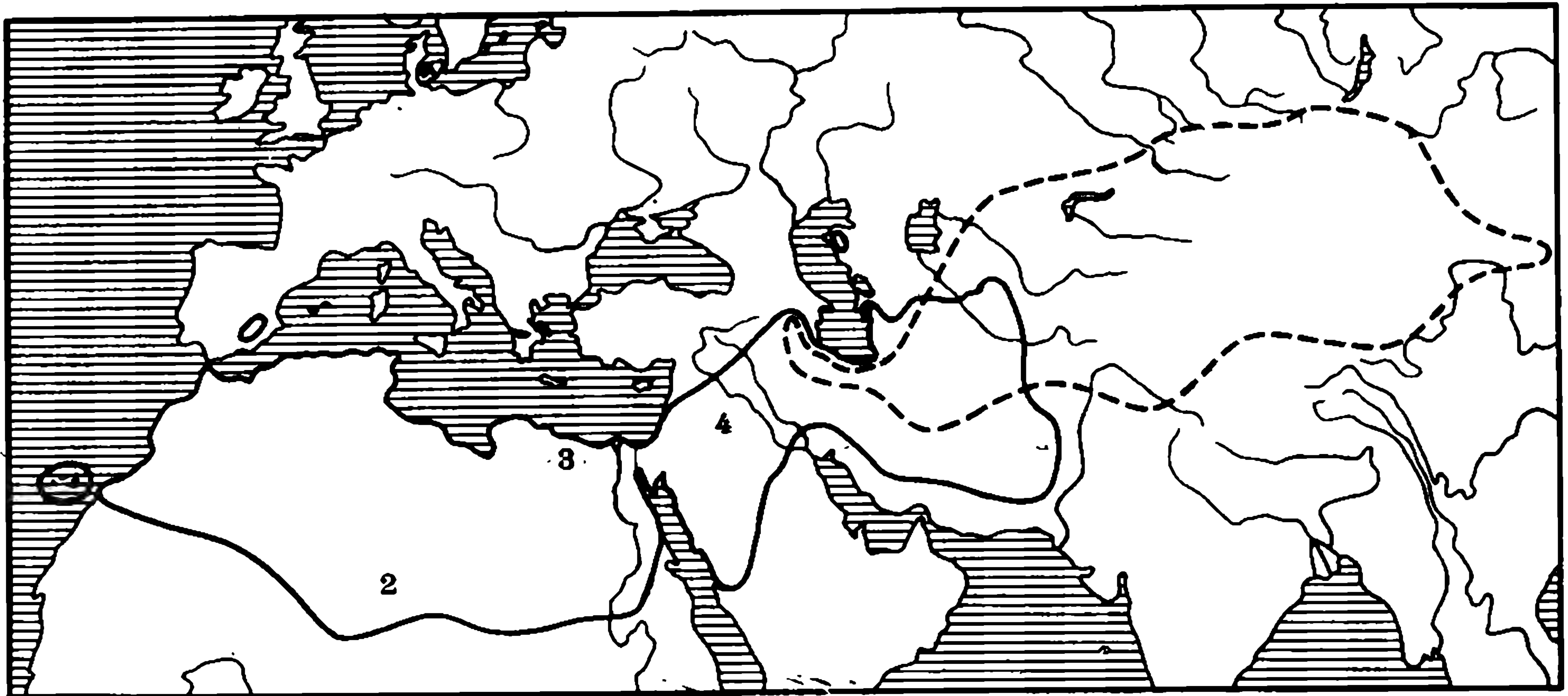


Рис. 116. Ареалы Bucanetes githagineus (сплошная линия) и B. mongolicus (прерывистая линия)

Подвиды толстоклювого пустынного снегиря: *1* — amantum, *2* — zedlitzii, *3* — githagineus, *4* — crassirostris. Монгольский пустынный снегирь монотипичен. По: Козлова, 1975; Makatsch, 1976; данные автора

по двое и лишь изредка попадаются временные разреженные группы из 3—5 особей.

Как и у многих других вьюрковых, сколько-нибудь выраженная территориальность в гнездовой сезон отсутствует у обоих видов. Пары могут селиться как совершенно изолировано, так и на небольшом расстоянии друг от друга. Локальные скопления гнезд с расстояниями между ними порядка 30—100 м (Зарудный, 1900) более свойственны стайному монгольскому пустынному снегирю, нежели второму виду.

Во время постройки гнезда самка перемещается в поисках гнездового материала в пределах обширного участка радиусом до 300 м и более, оказываясь при этом в непосредственной близости от гнезд других пар. Самец обычно сопровождает самку. При встречах двух пар открытого антагонизма между ними, как правило, не наблюдается. Индивидуальные дистанции между особями из разных пар невелики, взаимная настороженность имеет место лишь при сближении менее чем на 3—4 м. Иногда самки кратковременно конфликтуют на почве конкуренции из-за строительного материала. Дифференцированное агрессивное поведение отсутствует. В некоторых случаях взаимная терпимость переходит всякие границы: при попытке двух самцов толстоклювого пустынного снегиря одновременно спариваться с чучелом самки своего вида один из них сделал садку на чучело, а другой — на спину первого самца. Даже в этой ситуации ни у того, ни у другого не наблюдалось никаких проявлений взаимной агрессивности.

Судя по тому, что у обоих видов самцы в период размножения имеют хорошо выраженные наседные пятна, в насиживании принимают участие особи обоих полов. Корм для птенцов (мелкие семена) птицы собирают подчас очень далеко от гнезда. Таким образом, имеет место широкое перекрывание кормовых участков разных пар. Их встречи в местах совместного сбора корма не вызывают взаимного антагонизма.

По данным Н. А. Зарудного (1900), по окончании сезона размножения и монгольские, и толстоклювые снегири сбиваются в крупные стаи. Мы таких стай в это время не наблюдали.

4.5.1Б. Структурный анализ поведения пустынных снегирей

Если во всех ранее рассмотренных случаях пары сравниваемых видов обладали достаточно сходными схемами поведения, различавшимися лишь в тех или иных деталях, то в отношении толстоклювого и монгольского пустынных снегирей дать такую общую схему затруднительно. Причина этого в том, что в поведении этих двух видов гораздо больше черт различий, нежели сходства.

К числу категорий поведения, обладающих заметной общностью, относятся агонистические реакции, способы поддержания персональных связей между членами пары и характер ориентации партнеров по отношению друг к другу в момент, непосредственно предшествующий копуляции. Как мы уже указывали, агонистическое поведение у обоих видов проявляется обычно в форме малоинтенсивных демонстраций в ситуациях визуального контакта. При этом поведение особей обоих полов у того и другого вида характеризуется одним и тем же набором исходных элементов: распушение контурного оперения головы и туловища, резкое многократное отведение сложенных крыльев, поклоны всем туловищем к субстрату с частыми прикосновениями к нему клюва (смещенное клевание) (рис. 117, *а, д*).

В период консолидации пары и подготовки к яйцекладке и для толстоклювого, и для монгольского пустынных снегирей характерны сближения партнеров вплотную, сопровождающиеся соприкосновением клювов самца и самки. Непосредственно перед копуляцией у обоих видов самец приближается к самке спереди, затем взлетает, замедленно трепеща крыльями, облетает самку сзади и делает садку, балансируя полурасправленными крыльями.

Во всех прочих отношениях сигнальное поведение сравниваемых видов принципиально различно. Это касается моторики и акустики саморекламирующего поведения самцов, особенностей поз, принимаемых самцами в присутствии самки (в том числе и поз, непосредственно предшествующих копуляции), а также вокализации особей обоих полов.

4.5.1В. Различия в сигнальном поведении толстоклювого и монгольского пустынных снегирей

В сигнальном поведении толстоклювого пустынного снегиря можно в грубой схеме выделить несколько достаточно устойчивых моторно-акустических комплексов, тогда как у монгольского разные типы акустических сигналов произносятся самцом фактически в одной и той же демонстративной позе, которая принимается им и в преддверии копуляции.

Среди упомянутых моторно-акустических комплексов толстоклювого пустынного снегиря укажем следующие.

1. Саморекламирующий полет самца. Широкими кругами с периодической сменой машущего полета (4—5 взмахов) и скольжения со сложенными крыльями, когда птица слегка теряет высоту. Вокальное сопровождение — секвенции коротких шумовых сигналов (повседневная позывка — рис. 118, *а, б*) или, реже, песня-жужжание (рис. 118, *г*).

2. Поза, характеризующаяся умеренным распушением всего контурного оперения с резкими ритмичными движениями головы вперед (рис. 117, *б*). Ритм этих движений совпадает с ритмом амплитудной модуляции продолжительного звукового сигнала, обозначенного как песня-жужжание (рис. 118, *г*).

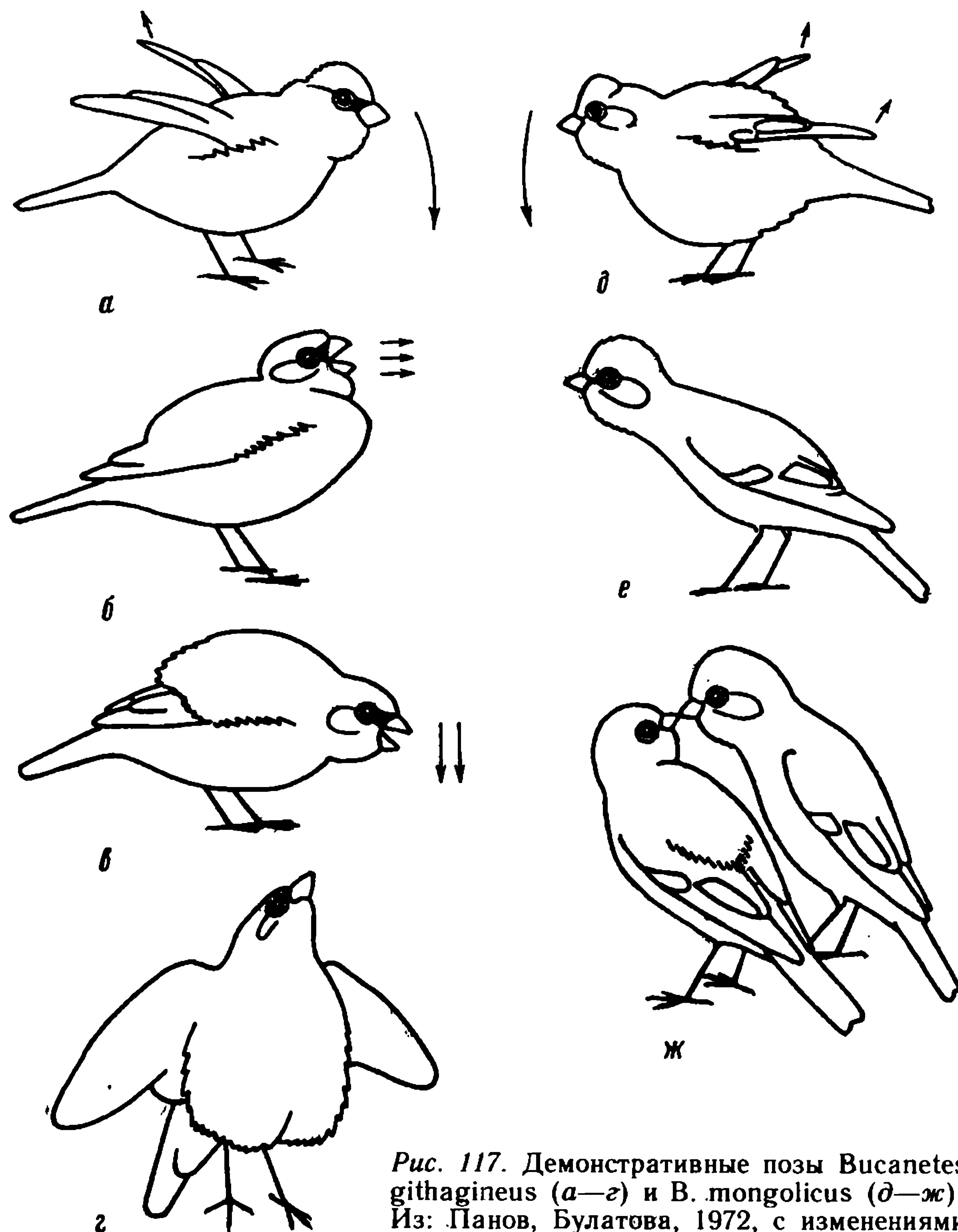


Рис. 117. Демонстративные позы Bucanetes githagineus (*а—г*) и B. mongolicus (*д—ж*). Из: Панов, Булатова, 1972, с изменениями

3. Поза, сходная с предыдущей, но голова движется не в горизонтальном, а в вертикальном направлении вниз (рис. 117, *в*). Ритм движений совпадает с ритмом следования коротких тоновых посылок, сменяющихся в конце песни более или менее продолжительным шумовым элементом, отчасти сходным с песней-жужжанием (рис. 118, *е*).

У толстоклювого пустынного снегиря имеется еще один чрезвычайно странный звуковой сигнал, обозначаемый нами как «клаксон». Этот звук в высшей степени сходен с гудком автомобиля (рис. 118, *д*).

В числе характерных особенностей поведения монгольского пустынного снегиря отметим отсутствие у самцов какого-либо специализированного саморекламирующего полета, хотя птицы часто поют на лету (в повседневном полете) оба видоспецифических варианта песни. Один из них весьма напоминает свистовую песню обыкновенной чечевицы Carpodacus erythrinus, но состоит не из одной, а из большего числа повторяющихся частотно-модулированных слогов с гармонической структурой (рис. 118, *з*). Другая песня включает в себя в качестве характерного элемента своеобразное звучное «ворчание» (рис. 118, *и*). В полете могут произно-

ситься и секвенции более коротких посылок, каждая из которых включает в себя короткий широкополосный сигнал и гармонический элемент, напоминающий слог только что описанной песни второго типа (рис. 118, *ж*). Функционально эти секвенции представляют собой нечто вроде повседневной позывки.

Во время пребывания на земле (в стае, неподалеку от самки или просто в одиночестве) все эти звуки воспроизводятся самцом или в повседневной позе, или в позе, чрезвычайно сходной с таковой у токующего самца Carpodacus erythrinus (рис. 117, *е*). В этой же позе самец сближается с самкой перед копуляцией. Предсовокупительная поза самца толстоклювого пустынного снегиря в корне иная (рис. 117, *г*): контурное оперение головы прижато (у монгольского — распушено), оперение тела распушено (у монгольского — прижато). В поведении рассматриваемых видов отмечены и другие, более частные различия, на которых мы здесь не останавливаемся (см.: Панов, Булатова, 1972б).

4.5. 2. Резюме: Факторы, обеспечивающие автономность существования толстоклювого и монгольского пустынных снегирей

Местообитаниями обоих видов служат лишенные древесной и кустарниковой растительности участки расчлененного рельефа в полупустынной и пустынной зонах. Это могут быть щебнисто-глинистые обрывы и отдельные выходы коренной породы в равнинных ландшафтах или безводные склоны гор как в нижнем поясе предгорий, так и на высокогорных плато. Пределы высотного распространения толстоклювого пустынного снегиря составляют 350—2000 м, а монгольского — 400—4750 м (Шнитников, 1949; Рустамов, 1958; Иванов, 1969, Козлова, 1975).

Ландшафты этого типа характеризуются простотой и гомогенностью своей структуры, так что выделить внутри них какие-либо фации, заметно отличающиеся по экологически существенным характеристикам, как правило, не удается. Поэтому здесь в принципе нет достаточных условий для поддержания выраженной аллобиотопии между видами с достаточно генерализованными и уже потому близкими экологическими потребностями. Необходимым условием существования пустынных снегирей является присутствие убежищ для устройства гнезд (неглубокие выемки в вертикальных поверхностях субстрата) и семян трав, используемых в качестве основного объекта питания как взрослыми особями, так и молодняком всех возрастов. Обе эти категории ресурсов обильны и достаточно равномерно распределены в пространстве, что в сочетании с отсутствием внутривидовой и межвидовой территориальности у пустынных снегирей создает условия для нелимитированного распределения пар обоих видов внутри их общих местообитаний.

Вместе с тем иногда мы все же наблюдаем некоторую тенденцию к аллобиотопии. Например, в Закавказье толстоклювый пустынный снегирь тяготеет к участкам межгорных долин у подножий склонов, тогда как монгольский часто придерживается почти отвесных щебнисто-глинистых обрывов в верхней части хребтов около их выположенных гребней, одетых редким травянистым покровом из полыней и солянок. Однако в целом гнездовые биотопы обоих видов широко перекрываются, так что какая-либо жесткая топографическая изоляция между ними несомненно отсутствует (Панов, Булатова, 1972б).

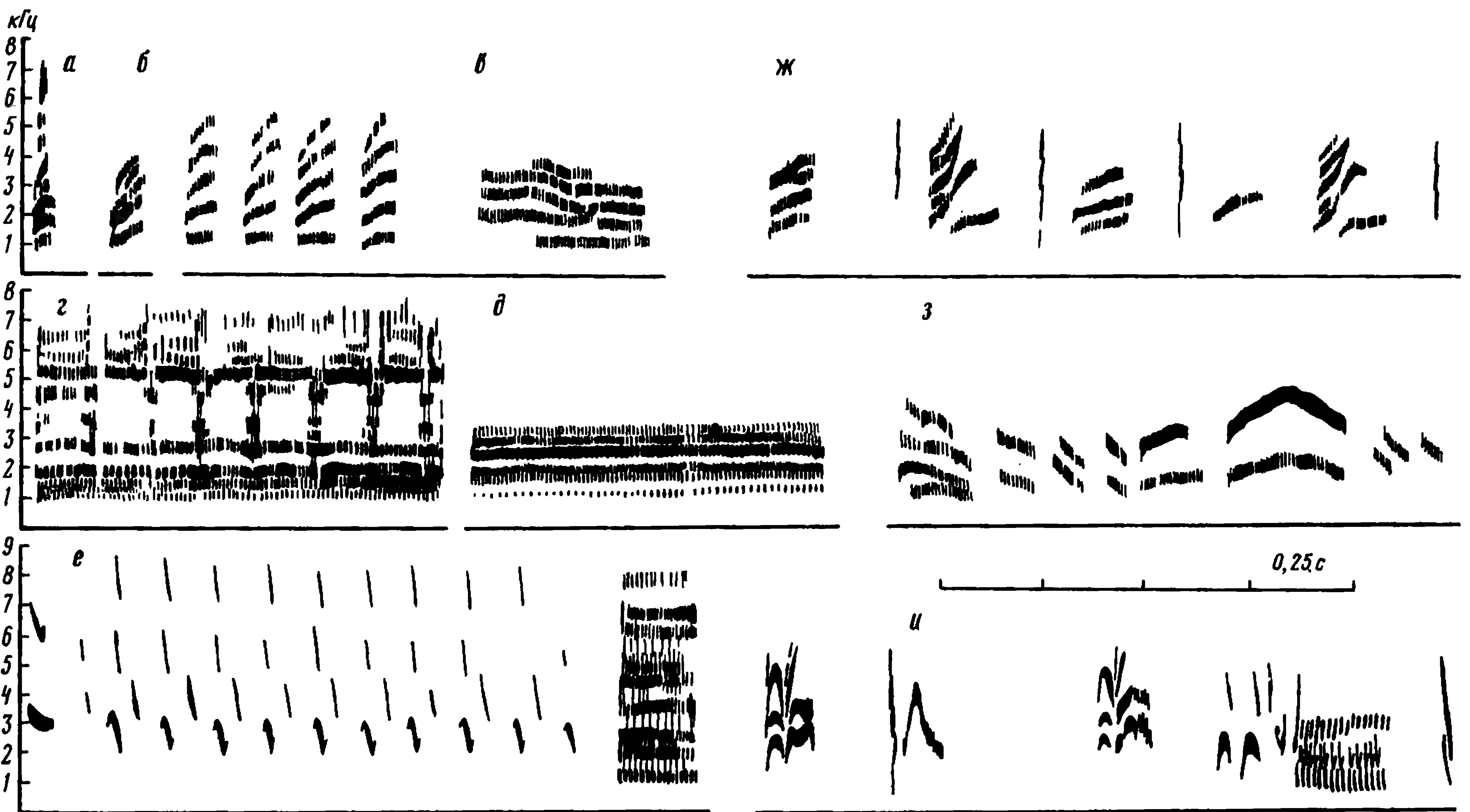


Рис. 118. Основные вокальные сигналы Bucanetes githagineus (*а—е*) и B. mongolicus (*ж—и*)

а, б — два типа повседневных позывок толстоклювого пустынного снегиря; *в* — голос самки того же вида при высокой социальной активации; *г—е* — три типа песен толстоклювого пустынного снегиря (*г* — жужжание, *д* — «клаксон»); *ж* — песня-позывка монгольского пустынного снегиря; *з, и* — два типа песен того же вида. По: Панов, Булатова, 1972, с дополнениями

Близкие сроки начала размножения у этих видов также не способствуют устранению потенциальной возможности половых контактов между неконспецифическими партнерами. На крайнем юге Средней Азии оба вида встречаются в зимний период, в конце которого, казалось бы, не исключена перспектива формирования смешанных пар. Однако, несмотря на то, что птицы обоих видов подчас держатся в сфере взаимной видимости, смешанные группы или стаи никогда не наблюдались.

В Закавказье одиночные особи толстоклювого пустынного снегиря и небольшие стайки монгольского (2.III отмечен одиночный самец) изредка наблюдались в конце февраля — самом начале марта. Пение самцов первого вида зарегистрировано впервые 1.III, второго — 2.III. С этого времени численность толстоклювого пустынного снегиря медленно нарастает к концу марта, когда начинают попадаться уже сформировавшиеся пары. Монгольские снегири на протяжении всей второй и третьей декады марта здесь отсутствуют (видимо, указанные выше встречи относятся к кочующим на зимовках стаям); сложившиеся пары отмечены не ранее 8 апреля.

Дальнейший ход событий в закавказской популяции толстоклювого пустынного снегиря таков: попытки к спариванию и три завершенные копуляции у разных пар наблюдались 1—12.IV 1970 г.; гнездостроение — 8.IV 1975 г., 22 и 24.IV 1970 г.; первые только что вылупившиеся птенцы — 9.V 1970 г.; большие слетки — 3 и 18.V 1970 г.; начало второго цикла гнездования (гнездостроение) — 20.V 1970 г.

У монгольского пустынного снегиря в том же районе в 1970 г. пары и ухаживание самцов за самками отмечались впервые — 8—11.IV; копуляция — 17.IV. У самцов и самок, добытых в период с 18 по 22.IV, имели место хорошо развитые наседные пятна. Гонады самцов в это время сильно увеличены (6—9×5—7 мм), у самок максимальные фолликулы не превышали 2 мм. 27.IV птицы часто встречались парами, т. е. насиживание, вероятно, еще не началось.

Опираясь на эти данные, можно сказать, что в Закавказье гнездовой сезон толстоклювого пустынного снегиря начинается несколько раньше, чем у монгольского: некоторые пары первого вида приступают к насиживанию в самом начале апреля, когда у второго только формируются пары. В сходные сроки толстоклювые пустынные снегири размножаются и в более восточных частях своего ареала — в северо-восточном Иране, в окрестностях Красноводска и в Большом Балхане (насиживание и птенцы в гнездах — конец апреля; птенцы, только что покинувшие гнездо, — 30.IV; хорошо летающие выводки — 7.V и 10.V; Зарудный, 1900; Рустамов, 1958; наши данные). У монгольского пустынного снегиря в зоне его симпатрии с предыдущим видом в северо-восточном Иране птенцы в гнездах появляются не ранее первых чисел мая, т. е. и здесь монгольский снегирь гнездится несколько позже толстоклювого. Однако у обоих видов сезоны размножения сильно растянуты (в частности, за счет второго цикла гнездования), что создает предпосылки для контакта неконспецифических сексуально активных особей. Таким образом, строгая сезонная изоляция, как и топографическая, в данном случае отсутствует.

Из всего сказанного выше можно заключить, что единственным фактором, обеспечивающим автономное существование рассмотренных видов в зоне симпатрии, является их полная взаимная индифферентность. При этом создается впечатление, что своеобразие вокализации в данном случае не является главенствующим звеном в системах видовых опознавательных признаков. Как мы уже упоминали, особи этих видов не образуют смешанных стай даже в холодное время года, когда акустическая актив-

ность низка или практически отсутствует. Поэтому не исключено, что адекватное выделение облика конспецифического партнера, как значимого стимула, из потока внешней информации может определяться одними лишь окрасочными и структурными признаками (в частности, формой клюва) и тонкими особенностями повседневного поведения, не фиксируемыми наблюдателем.

* * *

Вопреки часто высказываемому мнению, толстоклювый и монгольский пустынные снегири не являются очень близкими генеалогически. Свидетельством этого служит и проведенный нами кариологический анализ. Вопреки общему правилу, согласно которому морфология кариотипа является у птиц признаком, чрезвычайно консервативным в пределах рода (Shields, 1982), в данном случае удалось обнаружить заметные различия в структуре хромосомных наборов пустынных снегирей. При этом интересно, что кариотип монгольского пустынного снегиря обнаруживает несомненные черты общности с таковыми Carpodacus erythrinus (Панов, Булатова, 1972б). О возможности родственных связей между монгольским пустынным снегирем и настоящими чечевицами свидетельствуют и некоторые особенности моторики и акустики их сигнального поведения. Любопытно, что монгольский пустынный снегирь был в момент своего первоописания помещен в род Carpodacus (в отличие от толстоклювого, первоначально описанного как Fringilla githaginea). Можно думать, что последующее перемещение первого вида из рода Carpodacus в род Bucanetes оказалось ошибочным.

Е. В. Козлова (1975) считает, что интересующие нас виды происходят от общего предка, некогда обитавшего в Центральной Азии. Однако далее она пишет, что области формирования этих видов в их современном облике различны: это — Центральная Азия для монгольского пустынного снегиря и северная Африка — для толстоклювого.

Наши данные по этологии и кариологии пустынных снегирей ставят под сомнение первую часть гипотезы Е. В. Козловой, указывая на отсутствие глубокого генеалогического родства этих двух видов. Мы полагаем, что в отличие от центральноазиатского по происхождению монгольского пустынного снегиря толстоклювый пустынный снегирь изначально связан в своем происхождении со Средиземноморьем. Независимое происхождение этих видов согласуется с фактом их чисто поверхностного сходства, не требующего для объяснения дополнительных гипотез,наподобие предложенной Л. С. Степаняном (1966, 1972) гипотезы возвратного изоморфизма.

Все сказанное несомненно свидетельствует о том, что резкие различия в сигнальном поведении двух видов пустынных снегирей представляют собой результат их чрезвычайно длительного независимого существования, а не выработанный естественным отбором механизм репродуктивной изоляции Следует подчеркнуть, что уровень этих различий много выше того, какой необходим и достаточен для надежной репродуктивной изоляции — как, например, в случае Oenanthe finschii — O. picata capistrata.

4.6. Заключение

Материалы, изложенные в этой главе, позволяют прийти к следующим заключениям достаточно общего характера.

1. При анализе взаимоотношений «хороших» видов, обитающих в условиях широкой симпатрии, остаются в силе выводы, изложенные в пунктах 3—5 заключения к главе 3. Сколько-нибудь устойчивая биотопиче-

ская сегрегация близких видов отсутствует во всех пяти рассмотренных случаях, а несовпадение сроков начала размножения может оказаться действенным изолирующим фактором лишь в двух случаях (4.1, 4.2) из пяти. Не обнаружено также каких-либо тенденций к усилению различий в биотопических предпочтениях или в сроках начала размножения у симпатрических популяций данной пары близких видов по сравнению с аллопатрическими популяциями тех же видов.

2. В согласии с пунктом 6 заключения к главе 3 нет оснований говорить и об усилении различий в сигнальном поведении симпатрических популяций близких видов. Видовые характеристики сигнального и социального поведения чрезвычайно устойчивы и сохраняют свое постоянство на всем протяжении ареала вида, как бы обширен не был этот ареал. Исключение могут составлять лишь те формы сигнализации, которые находятся под влиянием обучения и традиций (песенные диалекты), но характер их географической изменчивости не обнаруживает какой-либо зависимости от присутствия или отсутствия генеалогически близких видов.

3. Во всех рассмотренных случаях акустические репертуары сравниваемых видов несомненно различаются в большей степени, нежели исходные компоненты моторных (ЭДА) и вегетативных реакций. Однако по мере уменьшения генеалогической близости видов этот дисбаланс отчасти уменьшается за счет появления все более существенных межвидовых различий в структуре оптической сигнализации.

Даже при весьма существенном сходстве в репертуарах вокальных и оптических сигналов удается выявить черты принципиальных межвидовых различий на уровне интегрированных поведенческих конструкций (имеющих, как правило, полимодальную природу) и целостного видоспецифического поведения (см. 4.1).

4. Сравнительный анализ акустического поведения близких симпатрических видов показывает, что дивергентным преобразованиям подвержены не только «маяковые» сигналы типа извещающих песен, но и все прочие компоненты вокализации — вплоть до ювенильных позывок. Кроме того, дивергенция акустического поведения отнюдь не исчерпывается расхождением в физической структуре гомологичных «базовых» сигналов. Ничуть не менее существенны многоплановые преобразования структурных связей, объединяющих эти базовые сигналы в целостную функциональную систему неаддитивной природы.

5. Не удается подтвердить гипотезу, согласно которой у близких симпатрических видов поведение при образовании пар (гамосематическое) разнится в большей степени, чем поведение при копуляции (эпигамическое). Первая трудность, с которой сталкивается эта гипотеза, состоит в том, что у каждого данного вида обе эти категории поведения во многом обслуживаются одними и теми же сигнальными средствами (4.1, 4.3). Кроме того, при сравнении двух видов по составу их «гамосематических» и «эпигамических» репертуаров и по характеру организации базовых сигналов в целостные конструкции межвидовые различия в прекопуляционном поведении зачастую оказываются более значительными, чем на стадии формирования брачных пар.

6. Сказанное в пунктах 3—5 наводит на мысль, что различия в поведении (в самом широком смысле) близких симпатрических видов не являются результатом их сопряженной эволюции — именно «отбора на несходство» по нескольким категориям признаков, обеспечивающих репродуктивную изоляцию. Мы видим, что «хорошие» симпатрические виды этологически различаются практически неперечисляемым количеством

свойств, которые могут тесно коррелировать друг с другом или же не связаны в сколько-нибудь очевидные корреляционные плеяды. Отсюда представляется весьма правдоподобным, что глубокое несходство в поведении генеалогически близких видов (с широкой симпатрией) обязано имманентному процессу накопления случайных (нерегулярных) различий в структурных и конструктивных особенностях независимо эволюционирующих системных образований.

7. Продолжая эту мысль, можно предположить, что основные различия в сигнальном поведении (как и в других особенностях морфобиологического облика) двух видов получены еще в период их независимого существования в условиях аллопатрии. В ряде случаев этому допущению соответствуют данные по реконструкции центров происхождения и истории расселения ныне широко симпатричных (вторично) видов (4.4, 4.5). Из пункта 2 данного заключения следует, что установление симпатрии никак не повлияло на уже сформировавшиеся до этого особенности видоспецифического поведения ныне широко контактирующих видов.

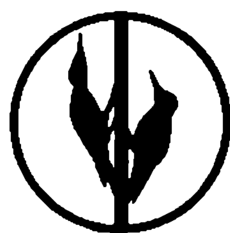
8. Поскольку при сопоставлении систем сигнализации близких симпатрических видов более или менее явные различия обнаруживаются в большинстве, если не во всех компонентах и звеньях этих систем, на основе данных полевых наблюдений не представляется возможным разграничить «более существенные» и «менее существенные» видовые опознавательные признаки. Вообще говоря, полезность попыток подобной дифференциации может быть поставлена под сомнение, ибо оптические и вокальные компоненты сигнализации удается отделить друг от друга лишь в абстракции, а функциональная значимость тех или иных сигналов полимодальной природы не является инвариантной характеристикой, так как сильно зависит от контекста и претерпевает существенные изменения во времени, по ходу репродуктивного цикла.

9. При том уровне этологических различий между видами, который явился результатом дивергенции двух систем практически по всем характеризующим их признакам, трудно ожидать чего-либо иного, чем полной взаимной индифферентности между особями, принадлежащими к столь далеко разошедшимся видам. Не исключено, что в данном случае надежное опознавание конспецифического полового партнера вообще не требует специализированных сигнальных средств, а может осуществляться « с первого взгляда» — по таким признакам, как общий габитус особи и характер ее повседневной локомоции.

10. Вместе с тем даже при условии столь надежного выделения биологически адекватного стимула (конспецифической особи противоположного пола) из обильного потока внешней информации при определенных стечениях обстоятельств не исключено формирование смешанных пар, приносящих гибридное потомство (4.3, 4.4). В большинстве случаев эти единичные эпизоды межвидовой гибридизации не имеют далеко идущих последствий из-за крайней малочисленности гибридов F_1, их физиологической неполноценности (если родительские формы заметно дивергировали генетически) и т. д. Вместе с тем существование ситуаций, обозначаемых как «симпатрические скопления гибридов», указывает на возможность перерастания случайной гибридизации в достаточно массовую — даже вопреки весьма существенным различиям в сигнальном поведении родительских видов. Иными словами, вполне реальными являются отчасти парадоксальные ситуации, когда посткопуляционные преграды (генетическая несовместимость) поддерживают устойчивость этологических барьеров между тесно контактирующими симпатрическими видами.

5 ГЛАВА

ВЗАИМООТНОШЕНИЯ ДИВЕРГИРОВАВШИХ ПОПУЛЯЦИЙ: ЭТОЛОГИЧЕСКИЕ АСПЕКТЫ И МИКРОЭВОЛЮЦИОННЫЕ ПОСЛЕДСТВИЯ



В этой главе мы попытаемся подвести итог всему сказанному ранее относительно так называемой этологической изоляции. Прежде всего подчеркнем, что эта тема может рассматриваться в трех разных аспектах: 1) собственно этологическом, 2) эволюционном и 3) таксономическом. Здесь нас будут интересовать в основном два первых аспекта.

5.1. Этологические аспекты репродуктивных отношений между дивергировавшими популяциями

Проблема этологической изоляции, как мы полагаем, представляет собой лишь одну из сторон гораздо более широкой темы. Суть последней в том, каким образом животное отличает жизненно важные элементы окружающей среды (хищник, кормовые объекты — как одушевленные, так и неодушевленные, конспецифический партнер и т. д.) от объектов биологически нейтральных. Сюда относятся, в частности, широко дискутирующиеся вопросы о способности особей избегать апосематически окрашенных жертв, вырабатывать адекватную стратегию поиска покровительственно окрашенной добычи, конкурировать из-за пространства с представителями близких видов (межвидовая территориальность), вступать в отношения мутуализма, комменсализма и паразитизма с теми, а не с другими видами и т. д. Во всех подобных случаях речь, по существу, идет о «выделении полезного сигнала из шума» (Green, Marler, 1979), и в этом смысле способность животных к адекватному опознаванию биологически значимых элементов окружения (в том числе — конспецифического полового партнера) является частью поистине глобальной проблематики, имеющей отношение к таким практическим запросам общества, как организация эффективной связи и конструирование «мыслящих» машин.

Вопрос о сущности этологической изоляции теснейшим образом связан с анализом внутривидовой коммуникации. Отправной точкой любых внутривидовых отношений является акт опознавания особью себе подобных. В период размножения индивид стремится к контактам с конспецифическими особями противоположного пола и, как правило, игнорирует особей близких видов. Если такая избирательность в силу тех или иных причин отсутствует, становится возможной межвидовая коммуникация в репродуктивной сфере, результатом которой может оказаться гибридизация (Панов, 1983б).

Хотя внутри- и межвидовая коммуникация являются, по существу, двумя сторонами одного и того же явления, в сфере изучения первой сконцентрированы значительные научные силы, способствующие несом-

ненному прогрессу знаний в этой области, тогда как вторая, по ряду объективных причин, до сих пор оставалась «падчерицей» этологии. Эта ситуация заставляет начать с анализа концептуальных схем, разработанных при изучении внутривидовой коммуникации, с тем чтобы уяснить себе возможности их применения к анализу межвидовой коммуникации (гибридизации), в том числе — предельного случая ее отсутствия (этологической изоляции).

В сфере изучения внутривидовой коммуникации можно с той или иной степенью условности выделить два основных и в какой-то мере антагонистических друг другу подхода. Первый из них назовем преформистско-генетическим, детерминистическим, редукционистским; второй — эпигенетическим, вероятностно-стохастическим, системным (см.: Панов, 1983 г.). Интересно, что истоки обоих этих подходов нетрудно обнаружить в концепциях классической этологии К. Лоренца и Н. Тинбергена, а именно в модели «ключа и замка», с одной стороны, и «вакуумной активности» — с другой.

5.1.1. Модель «ключа и замка» и концепция «этологических изолирующих механизмов»

Все многообразие коммуникативных контекстов во внутривидовом общении К. Лоренц (Lorenz, 1935) сводит к немногим типам взаимодействий между разными классами «компаньонов» (компаньоны-супруги, компаньоны-родители, компаньоны-дети и т. д.). Для данной особи компаньон данного типа является носителем некоего конечного набора стимулов. Эти стимулы, будучи восприняты особью-приемником, снимают блокирующие механизмы в ее центральной нервной системе и тем самым освобождают путь для «выплескивания» адекватной реакции. Каждому стимулу соответствует своя врожденная схема реагирования. Общую реакцию приемника можно рассматривать как суммарный эффект, обязанный устранению ряда блоков, комплементарно соответствующих набору стимулов, поступающих от компаньона.

Основными постулатами данной модели являются представления: 1) о врожденном, жестко запрограммированном характере реакций на особей своего вида и 2) о множественности дискретных механизмов, отвечающих за реагирование на тот или иной класс компаньонов. Вся модель несомненно представляет собой построение механистически-редукционистского характера [1].

Встреченная первоначально в штыки, эта модель в ее более или менее законченной форме со временем оказалась весьма популярной из-за своей простоты и наглядности. Как пишет В. И. Купцов (1979, с. 16): «Для многих современных ученых полноценно объяснить явление — значит построить его жестко детерминированную модель. И хотя такого рода стремления постоянно сталкиваются с огромными трудностями, они все же продолжают регулировать деятельность ученых». Именно это происходит с сугубо механистической моделью комплементарных друг другу стимулов и реакций («ключа—замка»). Давно оставленная этологами-теоретиками нового поколения (Marler, 1961; Slater, 1974; Хейлмен, 1983), данная модель в руках зоологов-практиков и исследователей микроэволюции

[1] Об ограничениях модели с точки зрения самого К. Лоренца и об объективно-исторических причинах ее своевременности в 1930-х—1940-х гг. см.: Панов, 1975, с. 29—31.

до сих пор остается исходным пунктом как функциональных, так и эволюцинно-генетических (см. 1.3.3Б) объяснений сущности «этологических изолирующих механизмов».

В сфере функциональных объяснений правдоподобность названной модели на первый взгляд хорошо подтверждается несомненным фактом редкости гибридов между близкими симпатрическими видами. При этом, как показывают анализ литературы и данные настоящего исследования, надежная изоляция осуществляется зачастую в условиях симбиотопии (см. 3.5, 4.1—4.5), а также широкого перекрывания сроков начала гнездования и сезонов размножения близких видов. Отсюда логически неизбежен вывод о ведущей роли именно поведенческих факторов в обеспечении репродуктивной изоляции между близкими симпатрическими видами.

Однако в данном случае существует известный риск поменять местами причину и следствие. Действительно, как указывает Л. Шорт (Short, 1969a), сама симпатрия видов возможна именно потому, что они хорошо отличаются друг от друга. Иными словами, если два вида в период становления и независимой эволюции в условиях аллопатрии существенно дивергировали по сумме морфологических признаков (в том числе и так называемых «видовых опознавательных») и особенностей поведения (в том числе «сигнального»), то при установлении между ними симпатрии они вполне могут оказаться друг для друга биологически нейтральными элементами среды — как биологически взаимно-нейтральные представители разных семейств, не объединенные, например, отношениями хищник—жертва. Подобно тому, как не имеет смысла обсуждать проблему репродуктивной изоляции между, скажем, симпатрическими Parus major и Sitta europaea, беспочвенным может оказаться и обсуждение «механизмов этологической изоляции» между такими видами одного рода, представители которых при всех условиях абсолютно индифферентны друг к другу (см., например, 4.3).

В подобного рода случаях сравнительно-этологические исследования, ориентированные, по мнению их авторов, на изучение этологической изоляции, в действительности, как мы полагаем, в принципе не могут достичь поставленной цели (см., например, широко цитируемую работу: Dilger, 1956). Исследования этого плана в действительности имеют дело лишь с вопросом дивергенции поведения в группах близкородственных видов. И хотя этот вопрос тесно связан с темой этологической изоляции, эти две проблемы отнюдь не покрывают друг друга полностью.

Обнаруживая те или иные различия в поведении близких симпатрических видов, авторы делают выводы о том, что именно эти различия и служат в данном случае причиной репродуктивной изоляции. Тем самым как будто бы подтверждается незыблемость исходного принципа «ключа и замка». Однако, как справедливо замечает Н. Смит (1983), необходимо еще доказать, что данное предположение справедливо, а также выяснить, как именно функционируют те или иные различия в качестве изолирующих барьеров. Сделать это возможно лишь в той ситуации, где животное стоит перед выбором по крайней мере из двух альтернативных решений, связанных с выбором полового партнера из числа особей своего и другого вида. Такая ситуация может быть создана экспериментально (например, за счет искусственного изменения облика особей в смешанной разновидовой популяции — как это сделано в работе: Смит, 1983) или же найдена непосредственно в природе — в случае ограниченной, но систематической гибридизации между видами одного рода (например, Ficedula hypoleuca×F. albicollis, см.: Gray, 1958; Sylven, 1974; Alerstam et al.,

1979; Ковалев, Присада, 1983) или даже разных родов (Pediocetes phasianellus × Tympanuchus cupido; Sparling, 1981b). См. также Приложение и разделы 3.2—3.6.

Мы полагаем, что лишь в ситуациях только что рассмотренного типа имеет смысл говорить об этологических изолирующих барьерах (которые в этом случае всегда «частичны»), и только здесь есть возможность получить новые и нетривиальные сведения, способные обогатить и продвинуть вперед систему этологических знаний. Однако как раз в такого рода ситуациях модель «ключа и замка» перестает работать однозначно (о чем свидетельствуют закономерно повторяющиеся эпизоды гибридизации между видами, заметно отличающимися по всей сумме их морфологических и этологических свойств), так что появляется необходимость в использовании иных исходных принципов, объясняющих наблюдаемые события.

5.1.2. Принцип «вакуумной активности» и другие факторы, способствующие межвидовой гибридизации

Принцип вакуумной активности естественно вытекает из так называемых «энергетических моделей мотивации» (Хайнд, 1963), берущих свое начало от У. МакДугалла и получивших законченное воплощение в теории инстинкта в классической этологии. В частности, К. Лоренц предложил сугубо условную модель по аналогии, в которой поведение организма уподобляется состоянию контейнера, куда накачивается газ. По мере добавления газа давление в контейнере повышается (=возрастанию мотивации). Отток газа (=реакция) возможен по нескольким трубкам, но блокируется клапанами. Они открываются тем легче, чем выше давление, однако для открывания клапана необходим и внешний толчок (=появление специфического стимула). При возрастании давления сверх некой определенной нормы возможен «взрыв» — «реакция вхолостую» в отсутствие внешнего стимула. Однако, как правило, сильно мотивированное животное активно разыскивает специфический стимул, а не находя его, начинает реагировать на стимулы неспецифические. Иными словами, длительное отсутствие искомого стимула (например, полового партнера своего вида) ведет к возможности реакций на более широкий спектр стимулов (генерализация), включая сюда как особей неродственных видов, так и неодушевленные объекты (см.: Lorenz, 1937).

При всей своей условности такого рода модели хорошо согласуются с картиной полового поведения птиц и обладают определенной предсказательной ценностью (Ухтомский, 1926; Хайнд, 1963; Панов, 1975). Действительно, при длительном дефиците контактов с особями своего вида у самцов в норме наблюдаются не только всевозможные попытки сближений с неконспецифическими особями (в основном, очевидно, подпадающих под категорию агонистического поведения и межвидовой территориальности — рис. 119), но даже копуляции с неодушевленными предметами (камни, куски глины, веточки). Такие копуляции мы наблюдали, в частности, у 5 видов каменок (см., например: Панов, 1978, с. 208).

Ситуации, в которых возникает дефицит контактов с конспецифическими половыми партнерами, чрезвычайно разнообразны (см. 1.4) и при определенных стечениях обстоятельств могут явиться отправной точкой становления сначала сугубо локальных гибридных демов, а затем — и гибридных популяций с обширными ареалами (см. 1.2.1 и ниже 5.2.3),

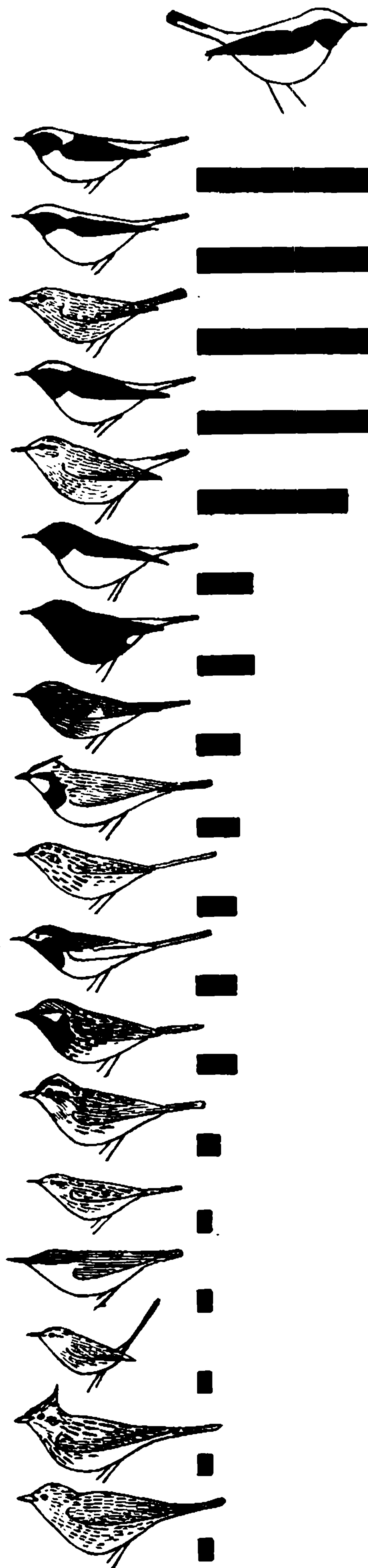


Рис. 119. Распределение (в %) активных сближений самцов черношейной каменки Oenanthe finschii с особями других видов Воробьинообразных (18 видов, 257 сближений)

Наибольшее число сближений стимулируют особи тех видов, которые таксономически близки черношейной каменке и сходны с ней по общему типу окраски или в существенных ее деталях (двуцветная, контрастная окраска хвоста). При дефиците подобной стимуляции сближение могут вызывать птицы с совершенно иным обликом (нижняя часть рисунка). В вертикальном ряду изображены (сверху вниз): Oenanthe pleschanka, O. hispanica, O. xanthoprymna, O. picata capistrata, O. isabellina, O. picata picata, O. p. opistholeuca, Phoenicurus ochruros, Eremophila alpestris, Anthus campestris, Motacilla personata, Passer hispaniolensis, Petronia petronia, Phylloscopus sp., Sitta tephronota, Scotocerca inquieta, Galerida cristata, Ammomanes deserti

До тех пор, пока в этологии господствовала концепция, согласно которой внутривидовая коммуникация рассматривалась как генетически запрограммированный диалоговый обмен жестко стереотипными сигналами-демонстрациями между партнерами-компаньонами, трудно было представить себе возможность успешного формирования брачного альянса из особей двух разных видов, имеющих явно различные сигнальные коды. Возникло вполне понятное желание рассматривать такого рода взаимодействия как своего рода нонсенс, в принципе лишенный каких-либо серьезных биологических последствий.

В последние два-три десятилетия несостоятельность этих взглядов была показана как в эксперименте, так и при изучении природных ситуаций. Прежде всего стало очевидным, что не поддаются описанию в терминах жесткого детерминизма процессы внутривидовой коммуникации. Оказалось, что в ходе взаимодействий самца и самки линия поведения каждого из партнеров может диктоваться не столько сигналами, поступающими от второго участника взаимодействия, сколько предшествующими действиями самого отправителя сигналов (см. рис. 14). В предельном случае поведение самки оказывает столь малое влияние на поведение

ухаживающего за ней самца, что этим влиянием вообще можно пренебречь (Nelson, 1964; подробнее см.: Панов, 1978, 1.4). В последней работе подробно рассматривается индивидуальная и ситуационная изменчивость таких «типов» взаимодействий, как формирование брачной пары и копуляция, а также возможность выпадения по ходу взаимодействия целых категорий сигнальных реакций без потери эффективности коммуникации. Поскольку, как выяснилось, названные «ключевые» взаимодействия отнюдь не являются быстротечными эпизодами, а представляют собой протяженные во времени процессы, создаются все условия для взаимной настройки коммуникантов на поведение друг друга. Такое взаимоприспособление линий поведения является правилом при образовании конспецифических пар и создает несомненные предпосылки для закрепления персональных связей между половыми партнерами, относящимися к разным видам (Панов, 1978, с. 192).

В противовес детерминистической модели взаимоотношений половых партнеров с ее жестким взаимосоответствием стимула и реакции, в новом понимании коммуникации (Панов, 1983в, г) подчеркивается лабильный характер поведения взаимодействующих особей, широкие возможности его модификаций по ходу взаимодействия, постепенная смена характера ведущих стимулов. Если в первый момент встречи партнеров для каждого из них главными искомыми стимулами, как правило, являются такие, которые наиболее близко соответствуют видоспецифическим сигналам (визуальным и акустическим), то в дальнейшем последние постепенно уступают свое место другим, связанным с персональными особенностями полового партнера и с конкретными пространственными характеристиками того участка местности, где формируется размножающаяся пара. Все сказанное позволяет рассматривать такого рода процессы как саморазвивающиеся («эпигенетические»), включающие в себя в качестве важных компонент явления быстрого обучения и привыкания к стимулам, не входящим в типичный видоспецифический «сигнальный код».

В качестве удачного примера, иллюстрирующего разные стадии подобного эпигенетического процесса формирования смешанных пар, приведем следующие данные. Европейский и сибирский жуланы (Lanius collurio, L. cristatus) представляют собой семисимпатрические и в значительной степени симбиотопические виды, практически не гибридизирующие друг с другом (Панов, Крюков, 1973; Panow, 1983). Вместе с тем А. П. Крюкову (1980) удалось наблюдать формирование временных пар, в которых самец одного вида кормил самку другого, а она принимала предложенный партнером корм. Этот «ритуал» кормления свойствен обоим видам, как и всем прочим сорокопутам р. Lanius. Однако существенные различия в окраске этих видов и во многих особенностях сигнального поведения (в первую очередь в вокализации) в данном случае приводили к распаду смешанной пары на протяжении 1—2 суток (см. также 3.3). Позже неопубликованные данные В. И. Ольбергайте (в печати) показали, что такого рода препятствия несходства в принципе могут быть преодолены. Она налюдала смешанную пару, состоящую из самца L. collurio и самки L. cristatus, которая из кладки в 7 яиц вырастила 6 птенцов, а также гибридного самца, вырастившего 6 птенцов в паре с самкой L. cristatus. Аналогичные явления описаны для пар видов L. cristatus — L. tigrinus, L. cristatus — L. isabellinus и L. collurio — L. senator (Kleinschmidt, 1930; Панов, 1964; Panow, 1983; Соколов, Соколов, 1987).

В этой связи симптоматично длительное существование (до 2 лет и, возможно, долее) смешанных пар, сохраняющих свое единство и повторно

размножающихся (Линг, 1964; Dhondt, Huble, 1969; Weseloh, 1981; Hongel, Saari, 1983; Grant, Grant, 1982; Robert, Toulon, 1984; Jennings, 1985) в условиях, когда каждый из партнеров в принципе имеет возможность приобрести полового партнера из числа конспецифических особей.

Таким образом, достаточно широко распространенные явления случайной симпатрической гибридизации у птиц и широкой гибридизации в условиях парапатрии (см. Приложение) хорошо укладываются в современные эпигенетические концепции коммуникации и являются еще одним свидетельством их справедливости.

5.1.3. Сравнительно-этологическое изучение таксономически близких форм

Сравнительный анализ поведения близких видов является одной из традиционных тем классической этологии, восходящей еще к работам Ч. Уитмена и О. Хейнрота (Панов, 1975). Начиная с классических исследований К. Лоренца и Н. Тинбергена на утках и чайках, это направление в 1940-х—1950-х годах было ориентировано в основном на выяснение филогенетических связей в группах родственных видов и на уточнение их таксономических отношений. Эта задача по самой своей сути (необходимость охвата как можно большего числа видов) диктовала использование типологического подхода. Он состоял в сопоставлениях статичных этограмм, построенных в виде перечней дискретных сигналов-демонстраций, которым приписывалось высокое постоянство структуры и функций. Для этого периода характерно широкое включение генетических объяснений, апеллирующих к способу происхождения «сигналов», в строй рассуждений о структуре последних. Иными словами, вопросы генезиса «сигнального кода» и структурных закономерностей его «строения» казались столь тесно переплетенными, что второй из этих вопросов не мог приобрести самостоятельного звучания.

Эта ситуация стала меняться во второй половине нашего века, когда среди этологов наметилось явное смещение интересов с широких сравнительных исследований сигнального поведения в сторону изучения тонких механизмов внутривидовой коммуникации. Быстрое накопление знаний в этой области показало явную недостаточность дотоле практиковавшегося сравнительно-типологического подхода. Становилось все более очевидным, что коммуникативное поведение вида не может быть адекватно представлено неким «сигнальным кодом», построенным из конечного числа дискретных единиц, а есть системное образование, базирующееся на сложном взаимопересечении множества связей между структурными элементами квазидискретной природы (1.3.3Б, 3.2.2, 4.1).

Будучи временно оставленной этологами в 1960—1970-х годах, проблема дивергенции коммуникативных систем всецело сохраняет свою актуальность как в сфере собственно поведенческих дисциплин, так и для дальнейшего развития наших представлений об эволюции живого. Однако сегодня она уже не может разрабатываться вышеописанными традиционными методами и требует применения новых подходов, диктуемых сложностью тех систем, которые подлежат сравнительному анализу. Дело в том, что отныне для выяснения степени сходства и различия между коммуникативными системами разных видов мы уже не можем ограничиться сопоставлением только «типичных видовых сигналов», но вынуждены учитывать характер их обусловленности социальными отношениями

внутри дема (3.2, 3.6), способы комбинирования полимодальных сигналов из оптических и акустических элементов, принципы организации протяженных во времени сигнальных рядов и особенности их «компоновки» с элементами «повседневного» поведения, которые, в свою очередь, выполняют важные сигнальные функции (Tavolga, 1974, Панов, 1978). Высокая индивидуальная и ситуационная изменчивость большинства структурных элементов, колоссальные возможности комбинаторики, сохранение целостности системы при выпадении из нее целых структурных блоков — все это делает адекватные оценки степени сходства—различий сравниваемых систем чрезвычайно трудной методической задачей.

Поскольку системы поведения двух достаточно далеко дивергировавших популяций в принципе не могут быть идентичными, те или иные этологические различия между ними всегда существуют a priori. Что касается степени этих различий и их влияния на дальнейшие судьбы этих популяций (полная изоляция, частичная гибридизация, полная интрогрессия), то для их оценки недостаточно одного лишь сравнения двух данных популяций между собой, но необходимо привлечение сравнительных данных по другим формам из той же таксономической группы (см.: Панов, 1978).

Результаты наших исследований позволяют выделить (предельно схематично) следующие четыре градации меры сходства—различий коммуникативных систем у птиц.

1. Две системы полностью изоморфны друг другу. При разбиении континуумов сигнальных средств на квазидискретные элементы («позы», звуковые сигналы) можно говорить об их попарном соответствии друг другу, которое традиционно обозначается как «гомология». Различия могут касаться в основном тонкой структуры акустических сигналов и разной частоты их использования особями сравниваемых форм в однотипных ситуациях (таких, например, как ключевые взаимодействия при образовании пар и при копуляции). В качестве примера см. раздел 3.1.

2. Две системы полностью изоморфны, однако намечается уход от попарно-однозначного соответствия в структуре акустической сигнализации. Это значит, что в лексиконе одной или обеих сравниваемых форм появляются «сигналы», отсутствующие у другого члена сравниваемой пары. Мы обозначаем это явление как нарушение гомологии. Те сигналы, которые остаются попарно-соответствующими друг другу в сравниваемых системах, могут заметно различаться, но эти различия не выходят за рамки количественных. Частота использования гомологичных сигналов также бывает различной, причем несходство здесь зачастую диктуется разной высотой общих порогов реагирования и спецификой социальных отношений у каждой из сравниваемых форм (например, более или менее выраженной территориальностью). Примером могут служить ситуации, описанные в разделах 3.2 и 3.3.

3. Системы в целом изоморфны. Изоморфизм почти полностью сохраняется в сфере моторики сигнального поведения, хотя одна из систем может обладать единичными или немногими элементами, отсутствующими в другой (первый шаг к нарушению гомологии). То же касается и акустики, однако здесь некоторые элементы разных систем при их попарном сопоставлении обнаруживают уже принципиальные, качественные различия. Способы использования гомологичных сигналов в однотипных ситуациях могут быть также заметно различными, что приводит и к несомненно разной частоте появления гомологичных сигналов в цепях поведения представителей одной и другой формы.

Внутри этой категории мы находим системы более (3.4—3.6) и менее сходные друг с другом (4.1).

4. Изоморфизм нарушается как в сфере моторики сигнального поведения, так и (в значительно большей степени) в сфере акустики. И тут, и там наблюдаются существенные нарушения гомологий при явных качественных различиях в структуре гомологичных сигналов. В этой категории можно выделить системы, менее (4.3) и более (4.4, 4.5) отличающиеся друг от друга.

Обращаясь теперь к вопросу о значении той или иной степени этологических различий между популяциями высоких рангов (подвиды, полувиды, виды), можно заключить, что уровни различий, подпадающие под категории 1 и 2, недостаточны для поддержания сколько-нибудь надежной репродуктивной изоляции. Уровень различий, отвечающий категории 3, не препятствует случайной симпатрической гибридизации, которая при определенных условиях может перерасти в интрогрессивную гибридизацию весьма значительного масштаба — вплоть до формирования новой гибридогенной формы (см. 3.6). При уровне различий, соответствующем категории 4, когда коммуникативные системы двух видов с полной определенностью можно назвать несомненно «различными», подчас еще возможны единичные эпизоды гибридизации, однако, как правило, обладатели таких коммуникативных систем полностью взаимно индифферентны, так что проблема этологической изоляции в этих случаях, строго говоря, уже не стоит (см. 4.3—4.5).

5.2. Эволюционные аспекты репродуктивных отношений между дивергировавшими популяциями

Проведенный нами сравнительно-биологический анализ 17 пар таксономически близких форм, подкрепленный данными по истории их ареалов, подтверждает хорошо известное положение, что уровень сходства и различий в поведении вообще и в сигнальном поведении в частности в целом хорошо коррелирует со степенью генеалогического родства сравниваемых форм. Именно это обстоятельство делает сравнительно-этологические данные важным инструментом таксономического анализа.

Новое в наших выводах по этому вопросу состоит в том, что разные компоненты сигнальных и коммуникативных систем дивергируют с неодинаковой скоростью. Прежде всего можно сказать, что репертуары сигнальных средств (будь то визуальные или акустические квазидискретные сигналы) гораздо более консервативны, нежели способы комбинирования сигналов друг с другом и их организация внутри сигнальных рядов, которые, собственно, и являются истинными единицами коммуникации (Панов, 1978, с. 20—25). Этот вывод согласуется и с данными по другим группам высших позвоночных (см.: Никольский, 1983, с. 197).

При сравнении скорости дивергенции визуальных сигналов (генераторами которых служит моторика поведенческих актов), с одной стороны, и акустических сигналов — с другой, напрашивается мысль о более быстрой дивергенции последних. Хотя это впечатление может отчасти диктоваться большей разрешающей способностью методов акустического анализа (возможность выявления более тонких межпопуляционных и межвидовых различий в акустике, нежели в моторике), оно, как мы полагаем, отражает и объективное положение вещей. Действительно, двигательные реакции продолжают подчиняться общему «плану» даже

у далеко дивергировавших видов, тогда как изменения в физической структуре акустических сигналов диктуются даже небольшими изменениями генераторов звука (например, их размеров, коррелирующих с общими размерами самих птиц; см.: Lanyon, 1960; Grant, 1975; Wallschläger, 1982; отрицание этого принципа см. в работе: Bowman, 1979) и, кроме того, легко возникают на основе обучения (Панов, 1978; раздел 3.1.2Г). Отсюда — широко распространенное у птиц явление «местных диалектов» (1.3.3Б) при отсутствии внутривидовой географической изменчивости в моторике сигнального поведения. Ускоренная дивергенция акустического репертуара по сравнению с репертуаром моторных сигнальных реакций показана в целом ряде исследований (Лэк, 1949; Short, 1972; Заблоцкая, 1975; Massey, 1976; Zann, 1976; Thaler, 1979; Nuecherlein, 1981; Nadler, Gebauer, 1985; см. также 3.1, 3.5, 4.1—4.3).

Очень важно то, что вопреки гипотезе о более быстрой дивергенции гамосематического поведения по сравнению с эпигамическим (см. 1.3.3Б) выясняется, что у близких форм — как симпатрических, так и аллопатрических — более или менее одинаковый уровень различий свойствен всем элементам сигнального репертуара — в том числе и тем, которые вообще не имеют отношения к половой сфере (вокализация птенцов; см.: Панов, 1978; Panow, 1983; разделы 3.2, 4.1 и др.; см. также источники, цитированные в предыдущем параграфе по млекопитающим; Никольский, 1983, 1984).

Даже если предположить, что такие сигналы, как вокализация птенцов, изменяются коррелятивно с другими вокальными сигналами, налицо дивергенция сигнальных комплексов как высоко интегрированных системных образований, а отнюдь не отдельных их звеньев, «более важных» чем другие в сфере внутривидового и межвидового общения (Панов, 1978). Здесь важно отметить, что в ряде случаев уровень дивергенции песен, которым принято отводить эту ведущую роль, вполне сопоставим с уровнем дивергенции прочих акустических сигналов (3.2. 3.4).

Из всего сказанного можно сделать методический вывод, важный для таксономии: сравнительный анализ акустического поведения дает важную информацию о генеалогии форм, находящихся на самых ранних стадиях дивергенции, тогда как сравнительный анализ моторики поведения позволяет оценивать степень генеалогической близости у далеко дивергировавших видов, относящихся к разным родам и к таксонам более высоких рангов (Simmons, 1957; Eldridge, 1979; Avise et al., 1980; Wood, 1983).

5.2.1. Гипотеза «смещения признаков» и вопрос о возможности усиления этологических преград в зонах вторичного контакта

Сущность гипотезы смещения признаков, сформулированной В. Брауном и Е. Вильсоном (Brown, Wilson, 1956), изложена в разделе 1.3.3Б. По мнению Э. Майра (1968, с. 80), эта гипотеза является продолжением и развитием взглядов Ч. Дарвина. Она привлекла к себе внимание ряда крупных орнитологов и эволюционистов-теоретиков (Кэйн, 1958; Ripley, 1959; Nørrevang, 1959; и др.) и сегодня приводится во всех учебниках по экологии и теории эволюции как нечто незыблемое. Между тем, как указывал тот же Э. Майр (1968, с. 81), эта интересная идея требует более основательных доказательств, чем те, которые существовали в середине

1960-х годов. Однако за последние 20 лет в этом отношении практически ничего не изменилось, поскольку в недавних сводках цитируются все те же самые примеры, которые легли в основу гипотезы (см., например, Гриценко и др., 1983, с. 43—51; раздел 4.2). При этом важно заметить, что тщательное изучение некоторых ситуаций этого плана показало, что их интерпретация в рамках гипотез смещения (и высвобождения) признаков оказалась неверной (Grant, 1975; Boag, Grant, 1984).

Из орнитологических примеров в основу гипотезы легли те весьма немногие случаи, которые истолковывались как примеры дивергенции в зонах контакта близких видов таких их морфологических признаков, как общие размеры и скоррелированная с ними величина клюва, а также окраска и степень развития перьевых «украшений» (обзор см.: Панов, 1968). Это как раз те признаки, которые мы называем «статичными визуальными сигналами» (1.3.3Б) и которые, как принято думать, могут служить «видовыми опознавательными признаками» и тем самым — важным звеном этологической изоляции. В действительности, все известные факты противоречат представлениям о важности такого рода «статичных сигналов» в опознавании конспецифического партнера, поскольку широкая гибридизация сплошь и рядом имеет место между формами, резко различающимися по окраске (раздел 1.3.3Б и все изученные нами случаи), а иногда — и по общим размерам (3.3.1Г, 3.4). Иными словами, даже значительная дивергенция по названному комплексу признаков не снижает вероятности гибридизации между близкими формами при известном сходстве в их поведении, т. е. представление о необходимости такой дивергенции не оправданы даже чисто логически. Пути преобразования окраски, которые можно проследить при изучении ее внутривидовой географической изменчивости, указывают на закономерности, никак не связанные с межвидовыми отношениями, как это было продемонстрировано И. Б. Волчанецким в целой серии весьма убедительных исследований (1959, 1972, 1980). Наши данные по другим группам птиц во многом подтверждают выводы этого автора (см., например: Panow, 1983).

Идея «совершенствования этологических изолирующих механизмов» в зонах вторичного контакта за счет смещения признаков может быть, в принципе, проверена также путем сравнительного анализа сигнального поведения у представителей аллопатрических и симпатрических популяций близких семисимпатричных видов. Поскольку, как уже указывалось, не существует никаких данных о внутривидовой географической изменчивости у птиц моторики демонстративного поведения, удобным объектом для таких сопоставлений с самого начала оказались вокальные сигналы типа песен. Однако выводы весьма немногочисленных ранних исследований (см. 1.3.3Б) об ускоренной дивергенции песен близких видов в зонах их вторичного контакта в дальнейшем не подтвердились. Авторы указывают или на отсутствие усиления различий в песнях в таких ситуациях (Thielcke, 1973; Grant, 1975; Ordal, 1976; Becker, 1977a, 1979; Becker et al., 1980; Backer et al., 1984), или даже на их уменьшение (Thompson, 1976; Bowman, 1979). К такому же выводу приводят и наши данные (3.1, 3.2, 3.4). Этот вывод легко объясним, если принять во внимание важность влияния общего акустического фона на развитие песен у многих видов птиц (Marler, 1975) и возможность их обучения от неконспецифических самцов (Gwinner, Dorka, 1965; Rice, 1978; Buskirk, 1985), особенно в условиях тесных поливидовых поселений (Lemaire, 1977; Martin, 1982). Кроме того, при гибридизации самцы-потомки смешанных пар нередко наследуют «комбинированную» песню, сочетающую в себе признаки песен

обеих родительских форм, которая может распространяться дальше по чреде поколений за счет импринтинга и обучения. Это должно приводить к формированию диалектов «смешанных песен» (3.2, 3.4). В этой связи интересно отметить, что самцы корольков Regulus regulus и R. ignicapillus с промежуточными песнями особенно многочисленны в тех зонах симпатрии этих видов, где плотность их популяций низка (Becker, 1977a; см. также: Adams, 1980) и где, в силу этого, наиболее вероятна гибридизация (документированные случаи см. в Приложении).

Возможны и другие механизмы нивелирования различий в песнях в зонах симпатрии с более или менее ограниченной гибридизацией и в гибридных зонах, где фенотипы самцов часто не отвечают характеру их песен: самцы, окрашенные по типу одного из видов, имеют песню другого (Ficken, Ficken, 1967; Gill, Murray, 1972; 3.2). Показано также, что в зоне контакта и гибридизации двух дивергировавших популяций высоких рангов может полностью господствовать песня, первоначально свойственная лишь одной из них, т. е. в таких случаях вообще отсутствует конкордантность между генетической конституцией самцов и их песенным поведением, детерминированным не генетическими факторами, а обучением и традицией (Baker et al., 1984; 3.1). Сходные закономерности обнаружены в зонах гибридизации Parus major × P. cinereus (Керимов, Формозов, личное сообщ.) и Oenanthe pleschanka × O. hispanica (3.2).

Вообще говоря, все представления о возможности усиления этологической изоляции за счет смещения признаков глубоко уязвимы в своей основе по двум причинам. Первая из них состоит в том, что эти взгляды явно или неявно опираются на этологическую концепцию «ключа и замка», которая сама по себе не вполне адекватна действительности (5.1.1). Вторая причина — в отсутствии ясных представлений о том, каков должен быть уровень гибридизации, чтобы предполагаемая элиминация потомства смешанных пар могла бы повести к усилению различий во внешней морфологии и в поведении, т. е. к совершенствованию «изолирующих механизмов». Рассмотрим каждый из этих моментов отдельно.

По первому пункту можно сказать, что широкая гибридизация (в противовес концепции «ключа и замка») при определенных условиях возможна между формами, весьма заметно отличающимися друг от друга по этологическим признакам, включая сюда окраску, детали моторных демонстраций и систему вокализации в целом. Среди примеров, рассмотренных в этой работе, сошлемся на раздел 3.2. Если говорить только о вокализации, упомянем также о существовании стабилизированного скопления гибридов между чечетками Acanthis flammea и A. hornemanni (Short, 1969a), из которых у первой выделено 22 типа акустических сигналов (Заблоцкая, 1981), а у второй 11—14 типов (Вепринцев, Заблоцкая, 1982б) [2]. О том, что важность «стереотипного акустического кода» в сфере половых отношений у птиц вообще может быть сильно преувеличена, свидетельствуют данные, согласно которым даже полное лишение самцов голоса практически не сказывается на их успехе в привлечении самок своего вида (Smith, 1976; см. также: Todt, Hultsch, 1982). Кроме того, все суждения о сходстве и различиях в коммуникативных системах близких видов базируются на восприятии наблюдателя, которое может сильно отличаться от такового у самих птиц. Отсюда сами

[2] Хотя столь резкие различия в числе видоспецифичных сигналов могут оказаться артефактом несовершенных классификаций, несходство между акустическими репертуарами данных видов выглядит достаточно значительным.

различия в восприятии у животных могут оказаться более важными, чем выявляемые нами различия в структуре сигналов (Ильичев, 1965; Grant, 1984). Эта мысль подтверждается в тех работах, где показано, что в парах близких (гибридизирующих или не гибридизирующих) видов особи одного из них реагируют на вокализацию другого с большей готовностью, чем наоборот (Romanowski, 1979; Sasvari, 1980; Sparling, 1981b; см. рис. 120).

Из всего сказанного становится очевидным, что для формирования того уровня этологических различий, который надежно обеспечивает репродуктивную изоляцию (5.1.3), требуется чрезвычайно сильное давление отбора не по одному и не по какому-либо конечному числу признаков, а по всей их системе, затрагивающей внешнюю морфологию и поведение видов. Чтобы это условие осуществилось, необходима, по-видимому, достаточно широкая гибридизация с элиминацией гибридного потомства, как это имеет место, например, в экспериментах с клеточными популяциями Drosophila [3]. Однако, как показывают результаты настоящей работы, широкая гибридизация форм ранга полувидов и генеалогически близких видов у птиц приводит обычно как раз к противоположному эффекту, а именно к широкому участию гибридных особей в воспроизведении и соответственно к нивелированию морфологических и поведенческих различий и к формированию гибридных зон или симпатрических скоплений гибридов (см.: Meise, 1975).

В случае ограниченной гибридизации (даже при полной стерильности гибридов F_1, которая отнюдь не является правилом — см. Приложение) сколько-нибудь эффективный дизруптивных отбор тем более маловероятен. В тех немногих случаях, где есть некоторые основания судить о последствиях длительной гибридизации между симпатрическими видами, совершенствования этологической изоляции, по-видимому, не происходит (Short, 1969b; см. также: Moore, 1987) [4]. Подводя итог всему сказанному, приходится заключить, что гипотеза смещения признаков и вытекающие из нее представления о возможности усиления этологической изоляции в зонах вторичного контакта близких видов не подтверждается (если говорить о птицах) ни достаточно убедительными теоретическими соображениями, ни необходимым эмпирическим материалом [5]. В теоретическом

[3] «Элиминация» в подобных ситуациях может идти двумя путями: 1) изъятие (выбраковка) всего гибридного потомства экспериментатором и 2) естественное снижение репродуктивных способностей гибридов, приводящее к уменьшению их вклада в последующие генерации. В первом случае возможно как усиление, так и значительное ослабление эффективности изолирующих барьеров (Kessler, 1966; Petit, 1966; Robertson, 1966). Второй случай проиллюстрирован в работе С. МакИви (McEvey, 1985) на мухах поливидового комплекса Drosophila nasuta. Гибридные самцы F_2 и F_3 в большинстве случаев не имеют успеха при ухаживании за самками родительских видов. Это, однако, не ведет к дизруптивному отбору по особенностям брачного поведения. В результате в гибридной популяции (F_{10}—F_{20}) абсолютно доминирующим становится поведение, свойственное либо одному, либо другому из родительских видов. Этот процесс унификации поведения носит чисто стохастический характер.

[4] Результаты изучения гибридизации двух видов рыб рода Notropis показывают, что, несмотря на интенсивный отбор против гибридов в древней зоне вторичного контакта этих видов, прекопуляционные изолирующие барьеры остаются неэффективными (Dowling, Moore, 1984).

[5] Существуют немногие данные о более выраженых селективных реакциях на конспецифических партнеров (при возможности выбора между ними и представителями близкого вида) у особей из зоны симпатрии этих видов, нежели у особей из аллопатрических популяций (Nuecherlein, 1981; Ratcliffe, Grant, 1983b; Boag, Grant, 1984). Однако не исключено, что способность к надежному распознаванию «своих» и «чужих» в смешанной популяции

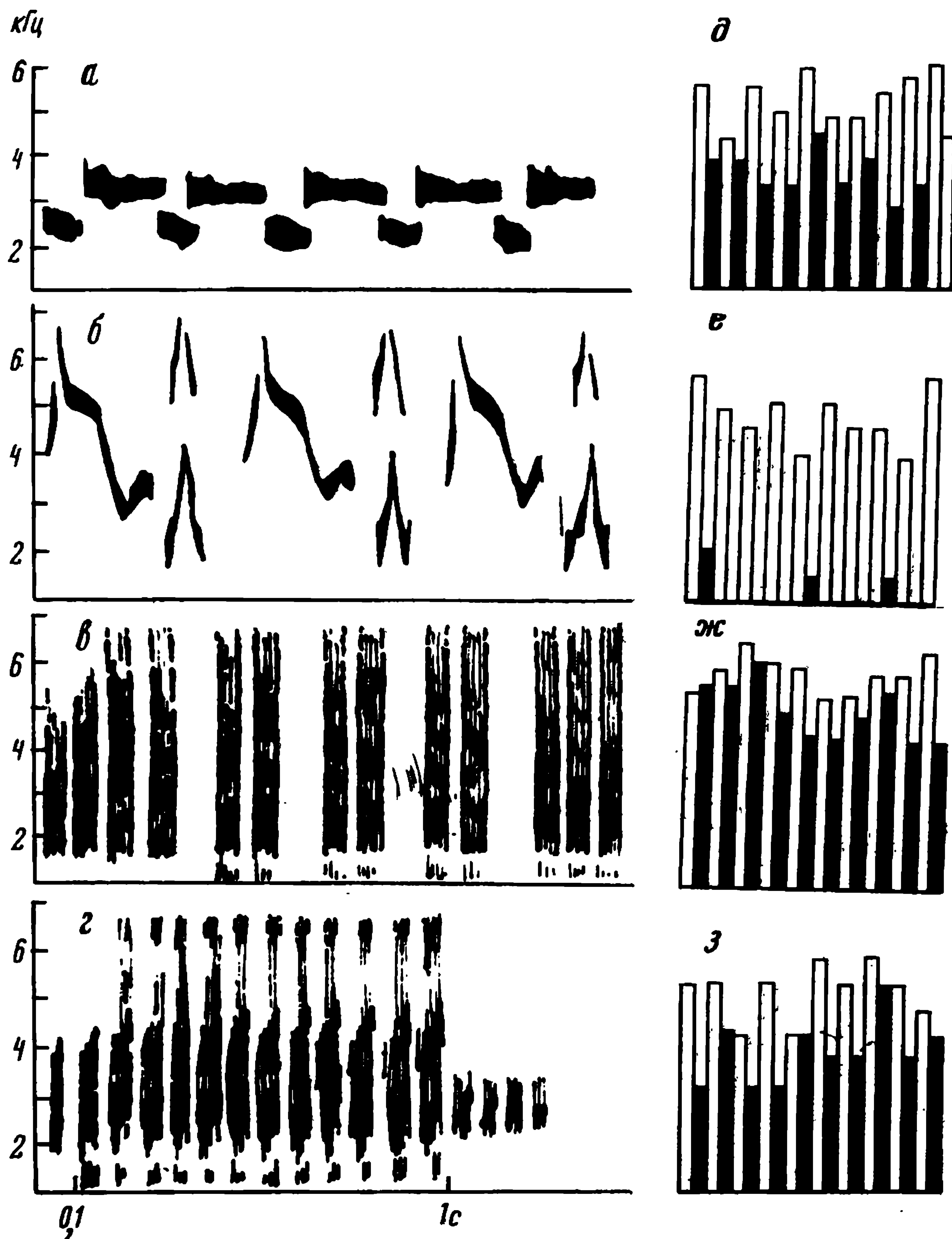


Рис. 120. Результаты полевых экспериментов по предъявлению звукозаписей особям двух далеко дивергировавших форм синиц (большой — Parus major и серой — P. cinereus)

а, б — песни P. m. major (Венгрия) и P. c. mahrattarum (Индия); *в, г* — позывки в состоянии беспокойства тех же форм синиц; *д—з* — частота реакций 10 самцов каждой формы (в % подходов к динамику от числа экспериментов) на проигрывание сигналов своей (белые столбцы) и чужой (черные столбцы) формы: *д, е* — реакции major и mahrattarum на песни; *ж, з* — то же, на позывки. Большие синицы реагируют на песни и позывки серой синицы в среднем немного реже, чем на свои собственные. Серые синицы так же реагируют на позывки больших синиц, но в большинстве случаев не реагируют на песню этой формы. Из: Sasvari, 1980, с изменениями

двух видов обязана индивидуальному опыту особей, недоступному представителям аллопатрических популяций тех же видов. Иными словами, подобная селективность может быть тривиальным проявлением модификационной изменчивости и совсем не обязательно есть следствие отбора на генетически запрограммированные особенности поведения (см., например: Grant, 1984, с. 128—129).

плане реальность и даже необходимость этих явлений выводится из постулата о всемерной важности охраны видового генетического фонда (Майр, 1968). Что касается эмпирических данных, то они обычно подменяются чисто априорным мнением о непременно пониженной жизнеспособности и (или) плодовитости гибридов (см., например: Степанян, 1983).

Рожденная синтетической теорией эволюции и биологической концепцией вида идея «адаптивных изолирующих механизмов» (связанная с именами А. Уоллеса, А. Вейсмана, Р. Фишера, А. Стертеванта, Ф. Добржанского и Э. Майра) отнюдь не обладает полной монополией. Ей противостоит другая точка зрения, которую, в частности, отстаивал столь крупный генетик, как Г. Мёллер. Суть ее в том, что репродуктивная изоляция есть результат дивергенции близких видов в период их аллопатрического существования, предшествующего вторичному контакту. Эти взгляды являются прямым продолжением позиции Ч. Дарвина, который считал, что «Бесплодие (при гибридизации. — *Е. П.*) не есть особый дар, но связано с другими различиями и не накапливается естественным отбором» (Дарвин, 1939, с. 257; разрядка моя. — *Е. П.*).

Завершая этот раздел, мы приходим к выводу, что у птиц тот уровень этологических различий, который необходим для поддержания надежной репродуктивной изоляции, может быть достигнут лишь в условиях пространственной разобщенности видов, охватывающей чрезвычайно протяженные отрезки времени. Какое-либо совершенствование этологических изолирующих барьеров уже после контакта двух форм, не накопивших к этому моменту многочисленных и резких различий в поведении, представляется весьма маловероятным, если речь идет об этой группе животных.

5.2.2. Этологические закономерности формирования гибридных популяций

Соображения, приведенные в разделе 5.1.3, не только суммируют данные о характере дивергенции коммуникативных систем у птиц, но и обладают определенной прогностической ценностью. Располагая достаточно полными сведениями о морфобиологическом облике и поведении двух аллопатрических форм, мы можем с высокой степенью вероятности судить о том, как они поведут себя в зоне вторичного контакта. В частности, если уровень сходства-различий в коммуникативных системах двух форм отвечает градациям 1 или 2 нашей схемы, интрогрессивная гибридизация между ними должна оказаться явлением вполне закономерным. Иными словами, на стыке ареалов рано или поздно возникает ситуация, которую принято обозначать в качестве «парапатрической гибридной зоны».

Если говорить о симпатрических видах, то у них при тех же уровнях различий (подчас и более высоких, отвечающих нашей градации 3, см. 5.1.3) отдельные эпизоды формирования смешанных пар не должны быть чем-то неожиданным. Более того, в случае жизнеспособности и плодовитости потомства F_1 (хотя бы при одном из вариантов обратных скрещиваний; см.: Stadie, 1983) вполне можно ожидать углубления гибридизации и становления локальных гибридных популяций — так называемых «симпатрических скоплений гибридов».

В настоящее время мы можем наблюдать все стадии такого рода процессов (1.2.1), особенно выпукло иллюстрируемых разнообразием ситуаций в разных по возрасту зонах контакта в парах видов Oenanthe

pleschanka — O. hispanica (3.2) и Passer domesticus — P. hispaniolensis (3.5). В последнем случае налицо: 1) расширяющаяся зона симпатрии с сугубо эпизодической гибридизацией в восточной Европе: 2) зона перекрывания ареалов с умеренной гибридизацией в северном Алжире, 3) локальные, местами нестабилизированные, местами стабилизированные гибридные популяции типа «скоплений гибридов» в центральном Алжире и южном Тунисе; 4) занимающая весь Апеннинский полуостров стабилизированная гибридная популяция, рассматриваемая уже в качестве самостоятельного вида P. italiae (Johnston, 1969; Short, 1969a; другие примеры того же плана см. в последней работе).

Разберем подробнее специфику поведенческих факторов, обусловливающих формирование, во-первых, парапатрических гибридных зон и, во-вторых, симпатрических скоплений гибридов.

5.2.2А. Парапатрические гибридные зоны

К числу основных предпосылок формирования парапатрических гибридных зон относятся следующие.

1. Расширение спектра значимых стимулов в сфере опознания и выбора полового партнера в условиях хронической половой депривации, в частности при низкой плотности популяции на краю ареала.

2. Стремление особей избегать ситуаций недонаселений путем формирования локальных скоплений, разделенных обширными незаселенными участками. В случае присутствия в данном регионе двух близких видов с низкой численностью одного из них или обоих дефицит конспецифических партнеров компенсируется присоединением особи к дему, сформированному особями (или парами) близкого вида.

3. Явление филопатрии, способствующее длительному сохранению во времени однажды возникших локальных смешанных демов и, вероятно, сравнительно быстрому повышению внутри них концентрации гибридных особей (разумеется, при условии плодовитости гибридов). О заметных генетических различиях между демами (косвенно свидетельствующих в пользу возможности их генетической преемственности во времени) см.: Corbin, 1983.

4. Особенности поведения гибридов, обеспечивающие возможность их размножения с партнерами как одной, так и другой родительской формы (1.5; см. также: Sitasuvan, Thaler, 1985).

С учетом всех этих обстоятельств ход формирования парапатрической зоны гибридизации представляется следующим образом. При встречном движении ареалов двух видов неизбежно наступает момент, когда в межареальном пространстве возникает сильно разреженная смешанная популяция, в которой каждая форма представлена иммигрантами из основного ареала с резко неравным соотношением полов. У птиц среди таких иммигрантов, из общих соображений, должны преобладать самки с их меньшей, чем у самцов, филопатрией (Greenwood, 1980), однако описаны ситуации, при которых поток иммигрантов представлен исключительно самцами (Schmidt, 1968). В этих условиях реально ожидать формирования локальных микропопуляций, становящихся очагами нивелирования морфологических и поведенческих различий между гибридизирующими видами, а также «накопителями» фонда особей, способных к скрещиванию с представителями обеих родительских форм [6]. Существенно

[6] Описаны случаи преобладания положительного ассортативного скрещивания между гибридными особями (Кирпичев, 1980).

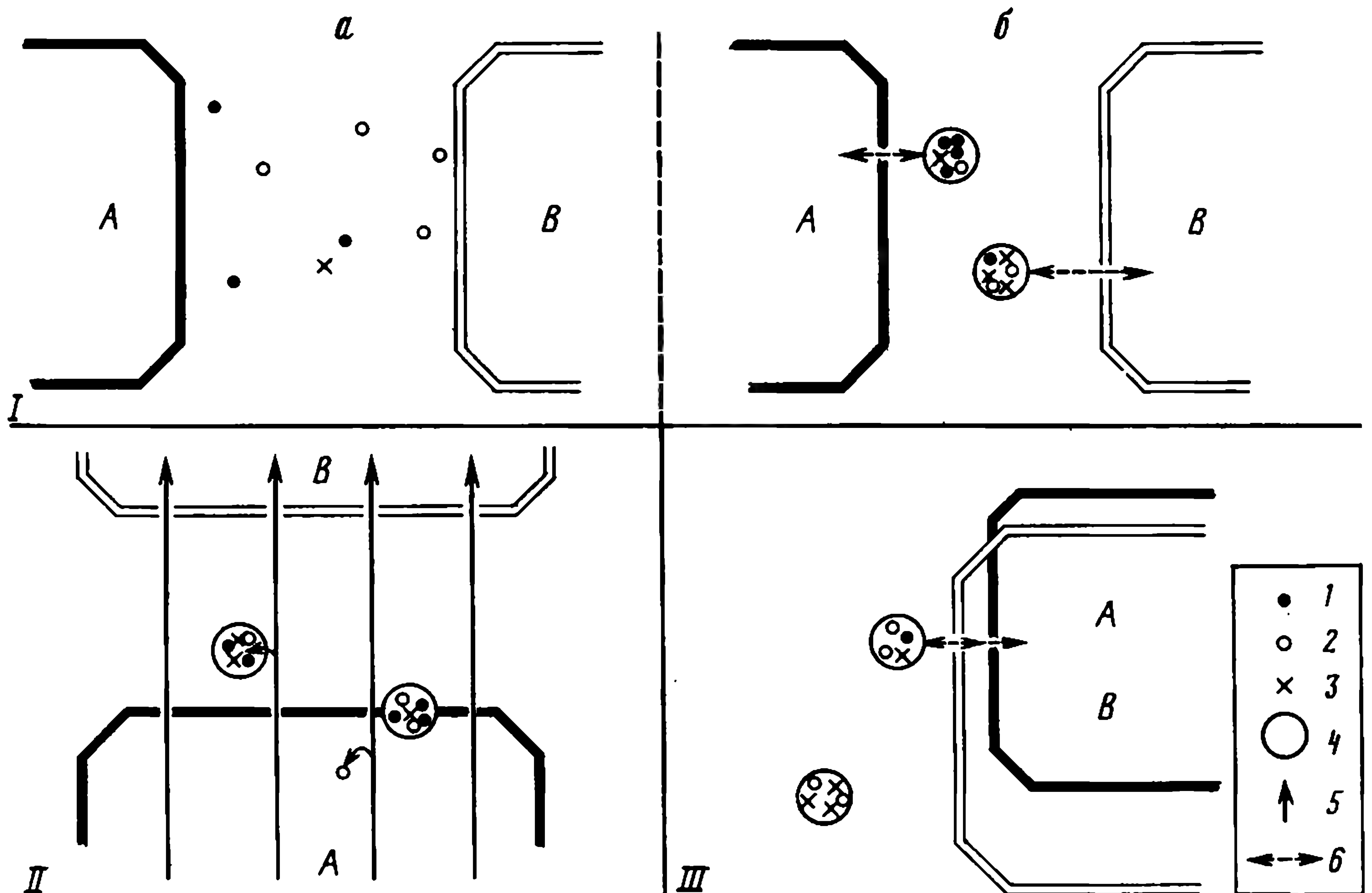


Рис. 121. Некоторые гипотетические варианты становления гибридных популяций

I — два этапа формирования демов — «накопителей гибридов» в межареальном пространстве при встречном расширении ареалов популяций («видов») А и В. На первом этапе наблюдается дисперсия особей А и В в межареальное пространство при неучастии большинства из них в размножении из-за трудностей нахождения полового партнера в условиях чрезвычайно низкой плотности. Возможны единичные случаи гибридизации (*а*). На втором этапе формируются преемственные во времени локальные демы смешанного состава, в которых начинается лавинообразный процесс гибридизации. Становится возможным обмен особями и генетическим материалом между такими демами и популяциями родительских форм (*б*); *II* — аналогичный по своей сути процесс формирования смешанных демов на краю ареала формы А за счет оседания здесь на весеннем пролете особей формы В; *III* — формирование смешанных демов в результате дисперсии особей *А* и *В* из основных ареалов двух симпатрических видов. Возможны все промежуточные варианты и различные комбинации трех рассмотренных ситуаций. *1* — особи формы А; *2* — особи формы В; *3* — особи гибридного происхождения; *4* — демы-«накопители гибридов»; *5* — пути весенних миграций формы В; *6* — обмен генетическим материалом за счет дисперсии и расселения особей родительских форм и гибридов

то, что такого рода демы могут возникать как в герогенных ландшафтах — в местах экологического оптимума (Haffer, 1977а; см. 3.4 и рис. 72), так и в высоко гомогенных, где локализация дема из года в год обязана, по-видимому, в основном филопатрии их основателей и последующих поселенцев (3.3).

При дальнейшем встречном движении ареалов они как бы «наступают» с двух сторон на сеть такого рода гибридных демов, что в сочетании с расселением гибридов в «чистые» популяции обоих видов приводит к формированию буферной гибридной зоны, одновременно объединяющей генофонды и разделяющей аллопатрические, по существу, популяции родительских форм (Short, 1969a). Можно допустить, что симпатрия между видами с рассматриваемым уровнем поведенческих различий могла бы иметь место, если бы в зоне их контакта первоначальная численность и плотность их популяций были бы достаточно высокими, чтобы обеспечить возможность ассортативного скрещивания. Однако, в описанной здесь гипотетической схеме (рис. 121) как раз это условие оказывается

практически нереализуемым, так что гибридизация становится, по существу, неизбежной (3.2).

Второй вариант формирования гибридных зон возможен в том случае, если ареал одной из родительских форм (обозначим ее символом А) лежит на путях сезонных миграций другой формы В (Плеске, 1916; 3.3; рис. 121. II). Принципиальное отличие от ранее разработанной ситуации состоит здесь в том, что основная роль инициаторов гибридизации принадлежит особям, филопатрические потенции которых слабо выражены. Такие особи, принадлежащие форме В, к концу весеннего пролета оседают в ареале формы А, присоединяясь к лежащим на их пути демам этой последней. В дальнейшем события развиваются, по-видимому, как и в первом варианте формирования гибридных зон. Между двумя обозначенными ситуациями возможны всевозможные промежуточные случаи, при которых начальные этапы гибридизации становятся следствием регулярных залетов особей одной или каждой из двух родительских форм в ареал другой (3.1). Здесь перед нами отчасти парадоксальный случай «аллопатрической гибридизации» (см. также: Kroodsma, 1974a; Graves, 1982), которая при известных условиях может, вероятно, послужить начальным этапом формирования парапатрической зоны гибридизации.

5.2.2Б. Симпатрические скопления гибридов

Демографические и поведенческие факторы, ответственные за формирование локальных гибридных популяций типа «скоплений гибридов», в общем случае могут быть теми же, что и при становлении парапатрических гибридных зон. Сюда относится, в частности, низкая численность популяций одного или обоих видов, стимулирующая формирование смешанных пар, потомство которых с течением времени начинает преобладать над представителями обеих родительских форм. В частности, нам удалось показать, что такого рода гибридная популяция может возникнуть на общем краю ареалов двух хорошо дифференцированных видов с широкой симпатрией, которые во всех других областях перекрывания их ареалов дают лишь случайных гибридов (3.4; рис. 121. III).

Вместе с тем возникновение симпатрических скоплений гибридов может быть обусловлено принципиально иными демографическими факторами, именно повышенной плотностью гнездования в смешанных поливидовых колониях. В этих ситуациях, очевидно, не может быть и речи о дефиците конспецифических половых партнеров, но возникают вполне закономерные поведенческие эффекты, которые при определенном стечении обстоятельств могут дать первоначальный толчок к межвидовой гибридизации. Такого рода эффекты можно подразделить на универсальные, действующие в любом тесном скоплении особей двух или более близких видов, и частные, специфичные для того или иного таксона или экологического типа.

К числу универсальных факторов, способствующих гибридизации колониальных видов птиц, относятся следующие.

1. Стремление особей более поздно размножающегося вида обосновываться в непосредственной близости от уже сложившихся поселений рано гнездящихся близких видов или даже в пределах таких поселений (3.5; 4.2; см. также: Панов, 1983).

2. Широко распространенное явление внебрачных копуляций у колониальных видов (Fisher, 1972; Gladstone, 1979), последствием которых

может явиться появление гибридного потомства (MacRoberts, 1973; Martin, 1980).

3. Межвидовая конкуренция из-за гнездовых убежищ и появление на этой почве смешанных кладок, которые дают птенцов, стремящихся по достижении ими половозрелости размножаться в парах с особями, относящимися к виду-воспитателю (Harris, 1970; Trauger et al., 1971; Rowley, Chapman, 1986).

4. Другие варианты пермешивания кладок и возможность неадекватно адресованного импринтинга в смешанных поливидовых колониях (Prevett, McInnes, 1973; Martin, 1982; цитированные выше источники).

Переходя к категории факторов, специфичных для отдельных таксономических групп, назовем в качестве примеров только два. Первый из них касается ряда видов чаек р. Larus, для которых показано неравное соотношение полов с заметным преобладанием самок (Hunt, Hunt, 1977; Burger, Gochfeld, 1981; Conover, Hunt, 1984; и мн. др.). Не исключено, что избыточные самки могут формировать пары с самцами близких видов. В чреде поколений это может приводить к нивелированию морфологических и поведенческих различий. Сейчас описаны популяции, в которых подавляющее большинство особей обладают промежуточными показателями этих признаков (см., например: Ingolfsson, 1970; Strang, 1977; Приложение, род Larus).

Второй пример иллюстрируется взаимоотношениями воробьев Passer domesticus и P. hispaniolensis. По данным В. В. Иваницкого (1985; личное сообщ.), у этих видов организация взаимодействий половых партнеров в момент образования пар существенно детерминирована характером гнездовых убежищ. При этом межвидовые различия в характере формирования пар действуют в качестве надежного фактора изоляции в смешанных колониях на деревьях, но должны заметно нивелироваться в тех случаях, когда самцы обоих видов рекламируют самкам закрытые места гнездования в нишах и норах обрывов или под застрехами крыш (3.5).

Все сказанное заставляет прийти к следующим выводам. 1. Репродуктивная изоляция, поддерживаемая этологическими барьерами, может существовать в условиях симпатрии неопределенно длительное время, но лишь до тех пор, пока в силу тех или иных стечений обстоятельств (см. выше и 1.4) случайная симпатрическая гибридизация (вполне закономерная из соображений этологического порядка) не превысит некоего критического уровня. 2. В этот момент концентрация гибридов в смешанной популяции и их вклад в ее воспроизводство начинают прогрессивно увеличиваться, что ведет к нивелированию поведенческих различий между первоначально изолированными видами и к дальнейшему углублению гибридизации. 3. Неодинаковый размах гибридизации в разных зонах контакта двух видов есть прежде всего функция времени, отделяющего наблюдаемую ситуацию от первоначальной вспышки локальной межвидовой гибридизации. 4. Основными агентами углубления процесса гибридизации являются гибриды первого поколения и потомки их скрещиваний inter se, а также возвратных скрещиваний, что возможно только в случае не выходящей за пределы нормы (а по некоторым представлениям — даже повышенной) приспособленности особей гибридного происхождения.

5.2.3. Эволюционные последствия интрогрессивной гибридизации

В разделах 1.2.2. и 1.2.3. уже говорилось о том, что гибридизация у птиц может играть существенную роль в качестве источника генетического разнообразия и формообразования. Далее, мы попытались показать, что этологические факторы во многих случаях отнюдь не являются препятствием этому, но могут, напротив, стимулировать межвидовую гибридизацию.

Формирование фенотипического облика популяций гибридогенного происхождения может идти двумя различными путями, из которых один хорошо документирован большим количеством примеров (Meise, 1975), а другой до последнего времени оставался чисто гипотетическим (Haffer, 1977a). В первом случае имеет место поступательное уменьшение первоначально резко выраженной фенотипической изменчивости гибридных общностей и становление так называемых «стабилизированных» популяций, которым зачастую уже может быть присвоено собственное подвидовое или даже видовое имя (наиболее хорошо изученный случай — итальянский воробей Passer italiae). С другой стороны, возможно сколь угодно длительное сохранение в чреде поколений фенотипов обеих родительских форм. Микроэволюционные события при таком положении вещей можно рассматривать как перерастание генетически гетерогенной гибридной популяции в единую панмиктическую популяцию, изменчивость внутри которой подчиняется принципам сбалансированного генетического полиморфизма.

Наши данные, приведенные в разделах 3.1 и 3.2, дают весомое подтверждение реальности становления дискретного генетического полиморфизма на почве интрогрессивной гибридизации (см. также: McLandress, McLandress, 1979; Baker et al., 1981; Fjeldså, 1982) [7]. Имеющиеся данные говорят пока лишь о возможности этого явления в сфере наследования окрасочных признаков, хотя не исключено, что в дальнейшем может быть выявлен и полиморфизм поведенческих признаков. Необходимо подчеркнуть, что стабилизация «промежуточной» окраски в гибридогенных популяциях должна иметь место при полигенном наследовании окрасочных признаков (3.4, 3.5), тогда как дискретный генетический полиморфизм установится в тех случаях, когда окрасочные признаки двух гибридизирующих форм определяются простыми генетическими системами моногенного характера и наследуются альтернативно.

* * *

Строго говоря, при обсуждении процессов становления гибридных популяций и эволюционных последствий интрогрессивной гибридизации пока что приходится довольствоваться лишь самыми общими соображениями умозрительного, спекулятивного характера. Причина этого — в скудости и фрагментарности эмпирического материала, проистекающей из крайней малочисленности долговременных систематических исследований в зонах вторичного контакта и гибридизации. Удивительно, что при той важности, которую в синтетической теории эволюции придают проблеме репродук-

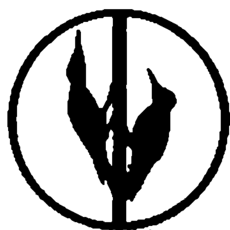
[7] В Приложении разобрано много других случаев, отражающих разные стадии процесса перерастания высоко изменчивых гибридных популяций («ложный полиморфизм») в популяции «полиморфные» в строгом смысле слова.

тивной изоляции, мы почти не располагаем конкретными сведениями о демографических и генетических процессах в гибридогенных популяциях. Отсутствие такого рода данных препятствует построению работоспособных дедуктивных схем (например, с использованием имитационных моделей). Наиболее перспективный (хотя и весьма трудоемкий) путь накопления достоверного эмпирического материала в этой области — это длительное изучение меченых гибридных популяций (Панов, 1986), которое едва только начинается.

Прилагаемый ниже обзор данных по гибридизации птиц в природе (Приложение) рассчитан на то, чтобы дать читателю ясное представление о степени изученности этого феномена к настоящему времени.

ПРИЛОЖЕНИЕ

АННОТИРОВАННЫЙ ПЕРЕЧЕНЬ ТАКСОНОВ РАНГА МЕГАПОДВИДОВ, ПОЛУВИДОВ И ВИДОВ, ДЛЯ КОТОРЫХ ОПИСАНА ИЛИ ПРЕДПОЛАГАЕТСЯ ГИБРИДИЗАЦИЯ В ПРИРОДЕ



Основные сведения по гибридизации между «популяциями высоких рангов», полученные до 1974 г., сведены в обзорных работах А. Грей (Gray, 1958) и В. Майзе (Meise, 1975). Из первой сводки в настоящем перечне использованы только данные по естественной гибридизации. В работе В. Майзе перечислены 177 ситуаций типа «зон перекрывания и гибридизации» и «гибридных зон» на стыках ареалов таких форм, в отношении таксономического статуса которых в большинстве случаев нет единого мнения. Речь может идти о «группах подвидов», «мегаподвидах», «полувидах» или «хороших видах». Опыт показывает, что такого рода формы (со статусом ниже видового) со временем, после накопления биологических данных, возводятся в ранг «полных» видов (см., например: Степанян, 1983). Однако в нашем списке мы заимствовали из работы В. Майзе сведения лишь по тем формам, которые те или иные систематики склонны рассматривать в качестве таксономических видов (см.: Грант, 1980).

Были использованы также обзорные работы по естественной гибридизации в отдельных таксонах (например: Johnsgard, 1960; Потапов, 1976, 1985; Scherer, Hilsberg, 1982) или в отдельных регионах (например: Rising, 1983a; Prigogine, 1984). В ряде случаев при рассмотрении форм, упомянутых в такого рода сводках, ссылки даются не на оригинальные источники, а на сводные работы. Ссылки на более ранние и более поздние оригинальные источники приводятся в основном лишь тогда, когда последние содержат достаточно полную информацию по биологии, поведению или взаимоотношениям рассаматриваемых форм. Мы также суммировали сведения, приведенные в справочниках Zoological Record за 1958—1987 гг. Не включены в библиографию только частные заметки, касающиеся отдельных находок гибридов между достаточно часто скрещивающимися видами (такими, например, как Larus argentatus и L. hyperboreus).

Латинские названия рассмотренных форм приводятся в алфавитном порядке. Соответственно каждая пара форм упоминается в перечне дважды (первый раз с комментариями, второй раз — с сокращенными родовыми названиями и без русских эквивалентов). Для видов, не имеющих русских названий, в качестве таковых приводятся переводы английских названий (в основном по: Wolters, 1982). Последний автор не дает английских названий для полувидов, так что такие формы идут в нашем перечне или без русского названия, или с названием, переведенным с латинского.

Для каждой пары гибридизирующих (или подозреваемых в возможности гибридизации) форм сразу же за их названиями приводятся сведения: 1) об их географическом распространении по материкам; 2) о ха-

рактере их пространственных отношений; 3) о размахе гибридизации между ними. Очерчиваемый регион (например, Евразия) включает в себя ареалы обеих рассматриваемых форм. Указание на место локализации зоны контакта приводится либо сразу же после того, как охарактеризован характер пространственных отношений между формами [например, Семисимпатрия (Европа)], либо в тексте реферата.

Пространственные отношения характеризуются по следующей схеме: симпатрия (ареалы в целом совпадают или один из них вписывается в другой), семисимпатрия (ареалы значительно перекрываются), парапатрия — семисимпатрия (ареалы перекрываются лишь краевыми участками), парапатрия (ареалы соприкасаются или разделены ареалом гибридной популяции), алло-парапатрия (ареалы сближены настолько, что возможна регулярная дисперсия особей из одного в другой), аллопатрия (ареалы пространственно разобщены).

Размах гибридизации оценивается в соответствии с условной пятичленной шкалой: гибридизация случайная (единичные гибриды), регулярная (гибриды не представляют редкости), ограниченная (гибриды обычны, но бесспорно уступают в числе фенотипам родительских форм), широкая (гибриды столь же обычны, как родительские фенотипы), интрогрессивная (ситуация «слияния видов»).

При составлении перечня нас особо интересовали этологические аспекты гибридизации, в частности вопрос о широте спектра позитивных (половых) реакций индивида на облик и поведение неконспецифических особей, выбираемых в качестве врéменных или постоянных половых партнеров. Поэтому наряду с данными по гибридизации как таковой использованы также указания на формирование смешанных пар (пусть даже временных), а также на отдельные эпизоды половых взаимодействий между особями разных видов. Развернутые рефераты приводятся для тех пар форм, взаимоотношения которых изучены наиболее полно либо в эволюционно-таксономическом, либо в этологическом аспектах.

Использованы следующие сокращения:

Гб — гибридизация
Г — гибрид (гибриды)
р-н — район
о. — остров, о-ва — острова, п-ов — полуостров
оз. — озеро
Ю., В. — юг, восток; С.—З. — северо-запад и т. п.
сев., зап. — северный, западный; с.-з. — северо-западный и т. п., центр. — центральный
н. у. м. — над уровнем моря.

Звездочка около видового названия показывает, что данная форма рассматривается некоторыми (не всеми!) авторами в качестве подвида (мегаподвида) другой формы, с которой первая связана знаком «×» (гибридизация). Например: Parus major×Parus minor *.

Объем и порядок расположения крупных таксонов (отряд—подсемейство) приводятся по Н. Н. Карташеву (1974) с небольшими изменениями (Aegithalidae и Remezidae даны как самостоятельные семейства).

ОТРЯД SPHENISCIFORMES — ПИНГВИНООБРАЗНЫЕ

СЕМ. SPHENISCIDAE — ПИНГВИНЫ

Eudyptes chrysocome — Хохлатый пингвин
× Eudyptes sclateri — Большой хохлатый пингвин

Субантарктика. Семисимпатрия. Случайная Гб. E. chrysocome распространен циркумполярно. E. sclateri гнездится только на о-вах к Ю.-В. от Новой Зеландии (в смешанных колониях с E. chrysocome). В этом р-не Г добыт на о. Маккуори (первоначально Г описан как «E. robustus»). Одиночная особь E. sclateri отмечалась в течение 6 лет за пределами ареала этого вида, в колонии E. chrysocome на Фолклендских (Мальвинских) о-вах. Наблюдали 2 незавершенные попытки гнездования смешанной пары (в 1965 г. в кладке из 2 яиц одно неоплодотворенное; в 1966 г. кладка утрачена парой). Napier, 1968; Simpson, 1985.

Eudyptes crestatus — см. Eudyptes chrysocome
Eudyptes sclateri × E. chrysocome.

ОТРЯД GAVIIFORMES—ГАГАРООБРАЗНЫЕ

СЕМ. GAVIIDAE — ГАГАРОВЫЕ

Gavia adamsi — Белоклювая гагара
× Gavia immer — Черноклювая гагара

С. Голарктики. Парапатрия — семисимпатрия. Случайная Гб. Область контакта в Сев. Америке. Г добыт в Онтарио (Канада). Godfrey, 1966.

Gavia arctica — Чернозобая гагара
× Gavia immer — Черноклювая (полярная) гагара

С. Голарктики. Аллопатрия. Случайная Гб. В Шотландии пара G. immer гнездилась за пределами ареала вида. На следующий год в этом месте Г в паре с G. arctica вырастила птенца. Известен Г (неполовозрелый самец) из Бельгии. Gray, 1958; Hunter, Dennis, 1972.

×Gavia pacifica — Берингийская (белошейная) гагара *

С. Голарктики. Семисимпатрия. Ограниченная (случайная?) Гб. Симпатричны от дельты Яны до С.-В. Корякского нагорья. Симбиотопичны здесь, но переходных экземпляров в коллекциях «почти нет» (Кищинский, 1980). В. Б. Мастеров, М. Ю. Соловьев и П. С. Томкович (личн. сообщ.) наблюдали смешанную пару в районе Колючинской губы (Чукотка). Влияние генов G. a. viridigularis на фенотип G. pacifica прослеживается до центр. р-нов Арктической Канады (Manning et al., 1956). Отсюда, вероятно, мнение об интерградации признаков этих форм на Аляске (Godfrey, 1966). См. также Флинт, 1982; Степанян, 1983; Кищинский, Флинт, 1983.

Gavia immer — Черноклювая (полярная) гагара × G. adamsi; G. arctica;
×Gavia pacifica — Берингийская (белошейная) гагара

С. Сибири и Сев. Америки. Семисимпатрия (Аляска, З. субарктической и арктической Канады). Случайная Гб. В Канаде наблюдали смешанную пару с 2 подрастающими птенцами. Robertson, Fraker, 1974.

Gavia pacifica × G. arctica; G. immer

ОТРЯД PODICIPEDIFORMES — ПОГАНКООБРАЗНЫЕ

СЕМ. PODICIPEDIDAE — ПОГАНКОВЫЕ

Aechmorphus clarkii — Поганка Кларка
× Aechmorphus occidentalis — Западная поганка
Сев. Америка. Широкая симпатрия. Регулярная ограниченная Гб. «Ложный полиморфизм» В 1985 г. внесены в список птиц Сев. Америки как самостоятельные виды (Auk, 102, с. 680), до этого рассматривались как морфы единого вида A. occidentalis. Практически полностью симпатричны, хотя в зап. части Сев. Америки резко преобладает A. occidentalis (в Калифорнии и Юте до 80—90 %), а на В. — A. clarkii. Гнездятся смешанными колониями. В Калифорнии и Орегоне из 1371 пары только 14 (1 %) смешанные. Гб считают результатом перемешивания кладок (выводков) и переадресованного импринтинга. Взрослые особи различаются деталями строения челюстного аппарата (при небольших различиях в окраске). Окраска птенцов различна. Различия в структуре ДНК достигают видового уровня. Моторика демонстративного поведения фактически одинакова, вокализация в брачный сезон резко различна. Предполагают возможность экологической дифференциации. Ratti, 1979, 1984; Ratti et al., 1983; Nuecherlein, 1981; Lindvall, Low, 1982.

Aechmorphus occidentalis × A. clarkii

Podiceps auritus — Красношейная поганка

× Podiceps nigricollis — Черношейная поганка

Голарктика, Африка. Семисимпатрия (З. Евразии, Сев. Америка). Случайная Гб. В Шотландии оба вида немногочисленны (50 и 25 пар соответственно) и пространственно разобщены. Наблюдали смешанную пару с птенцом в гнездящейся популяции P. nigricollis. Dennis (et al.), 1973.

Podiceps gallardoi — Колумбийская поганка
× Podiceps occipitalis — Серебристая поганка
Южн. Америка. Симпатрия. Случайная Гб. В Аргентине добыли самку Г из пары с самцом P. gallardoi. В яичниках 2 желтых тела и много мелких фолликул. Storer, 1982.

Podiceps nigricollis × P. auritus
Podiceps occipitalis × P. gallardoi
Tachybaptus ruficollis — Малая поганка
× Tachybaptus rufolavatus — Мадагаскарская малая поганка *
Старый Свет. Парапатрия — семисимпатрия (Мадагаскар). Широкая Гб. Ложный полиморфизм. Гб в результате вселения широкоареальной малой поганки (форма capensis) на Мадагаскар, в ареал второго вида. Здесь соотношение фенотипов ruficollis : Г : rufolavatus составляет 32 : 16 : 52. Ранее вид T. rufolavatus считался полиморфным. Оказалось, что особи темной морфы в действительности являются Г. Виды различаются общими размерами, пропорциями и цветом радужины. Мадагаскарская поганка описана по экземпляру гибридного происхождения. Voous, Payne, 1965.

Tachybaptus rufolavatus × T. ruficollis

ОТРЯД PROCELLARIIFORMES — ТРУБКОНОСЫЕ

СЕМ. DIOMEDEIDAE — АЛЬБАТРОСОВЫЕ

Diomedea immutabilis — Темноспинный альбатрос
× Diomedea nigripes — Черноногий альбатрос
Океания. Симпатрия. Редкая регулярная Гб. Ареалы обоих видов охватывают пространство между южн. Японскими и Гавайскими о-вами между 20° и 30° с. ш. Гнездятся совместными колониями. Резко различаются окраской и поведением. Периоды пика копуляций разделены интервалом около 2 недель. Известно 18 Г. 2 из них в последний раз наблюдали в возрасте не менее 8 и не менее 10 лет (ни разу не гнездились?). Отмечена смешанная пара с птенцом и особь D. immutabilis, кормящая птенцов типа nigripes. Зафиксирована лишь одна (неудачная) попытка межвидовых брачных взаимодействий за 36 мес полевых наблюдений. Неполовозрелые особи иногда вступают в межвидовой аллопрининг. Fisher, 1972; Grant, Petit, 1981.

Diomedea nigripes × D. immutabilis

СЕМ. PROCELLARIIDAE — БУРЕВЕСТНИКОВЫЕ

Macronectes giganteus — Южный гигантский буревестник
× Macronectes halli — Северный гигантский буревестник *
Субантарктика. Семисимпатрия. Изоляция — широкая Гб. Полиморфный (темная и белая фазы) M. giganteus гнездится в Антарктике и на прилежащих о-вах (к С. до мыса Горн включительно). Далее к С. обитает мономорфный M. halli. Симпатричны на о-вах Макуори, Южная Георгия, Марион и Крозе (возможно также на о. Кергелен). На о. Макуори преобладает M. giganteus в соотношении 4 : 1. Практически полная изоляция. Лишь 1 самец (меченый) этого вида размножался в 1967 и 1970 гг. в паре с самкой M. halli (кладка, судьба которой не выяснена). На о. Марион (giganteus : halli=89,7 : 10,3) отмечены 2 неудачные попытки гнездования смешанных пар (одна: самец giganteus × самка halli). В обоих случаях яйца исчезли или брошены. На о. Берд (Южная Георгия) соотношение фенотипов giganteus и halli равно 1 : 2, около 1,5 % Г. На Фолклендских (Мальвинских) о-вах промежуточная гибридная популяция, границы видов стерты. Различия между видами затрагивают детали окраски оперения и клюва, а также пропорции. Демонстрации сходны. M. halli гнездится одиночными парами или разреженными группами, M. giganteus — большими колониями. Гнезда последнего вида располагаются более открыто, массовое гнездование начинается примерно на 6 недель позже, чем у M. halli. Burger, 1978; Johnstone, 1978; Cramp, Simmons, 1980; Hunter, 1987.

Macronectes halli × M. giganteus
Pachyptila belcheri — Тонкоклювая китовая птичка
× Pachyptila desolata — Голубиная китовая птичка
Антарктика, Субантарктика. Семисимпатрия. Широкая Гб. Ложный полиморфизм. P. desolata распространена циркумполярно, P. belcheri гнездится на Фолклендских (Мальвинских) о-вах (в отсутствие первого вида), а также на архипелаге Крозе и на о. Кергелен (симпатрия и широкая Гб). В последней точке наблюдается конвергенция признаков, а у P. desolata — «полиморфизм» в строении клюва. Показано, что одна из «морф» (мелко-

клювая) представлена особями гибридного происхождения. На о. Кергелен P. belcheri резко преобладает количественно. Небольшие различия в сроках размножения не создают изолирующих барьеров. Популяция о. Кергелен состоит из полуизолированных генетически (результат филопатрии) и уникальных по фенотипическому составу демов (колоний) с преобладанием той или другой родительской формы либо гибридных особей. Cox, 1980.

× Pachyptila salvini — Среднеклювая китовая птичка
Субантарктика. Семисимпатрия. Случайная (?) Гб. P. salvini симпатрична с P. belcheri и P. desolata на о-вах Крозе. Допускают возможность Гб между belcheri и salvini на о. Иль-дель-Ест, причем Г должны быть очень сходны с desolata. Cox, 1980.

Pachyptila desolata — Голубиная китовая птичка × P. belcheri;

× Pachyptila vittata — Ширококлювая китовая птичка
Антарктика, Субантарктика. Парапатрия. Интрогрессивная Гб. Ширококлювая китовая птичка обитает на субантарктических островах Тихого, Атлантического и Индийского океанов, голубиная — далее к югу, вплоть до Антарктики. На Ю. Индийского океана (о-ва Принс-Эдуард и Крозе) в зоне вторичного контакта сформировалась гибридогенная форма salvini (см. выше). Cox, 1980.

Pachyptila salvini × P. belcheri
Pachyptila vittata × P. desolata
Pagodroma nivea major — Снежный буревестник

× Pagodroma (nivea) minor — Малый снежный буревестник *
Субантарктика. (Семи) симпатрия. Широкая Гб. Гибридогенный полиморфизм. Форма major со средней длиной крыла 300 мм (max 311 мм) представлена относительно гомогенной популяцией на о. Беллони к югу от Новой Зеландии (160° в. д.). Форма minor со средней длиной крыла 254 мм (241—273) обитает в чистом (?) виде на о. Южн. Георгия (40° з. д.). Большинство других островов Субантарктики и побережья Антарктиды занимают гибридные популяции, многие из которых крайне вариабельны морфологически (длина крыла особей может разниться на 50 мм, масса — на 280 г) и генетически (по данным электрофореза). Пары, состоящие из партнеров резко различных размеров, размножаются успешно. Jouventin, Viot, 1985.

Pagodroma (nivea) minor × P. n. major
Puffinus griseus — Серый буревестник

× Puffinus tenuirostris — Тонкоклювый буревестник
Океанические о-ва южн. полушария. Семисимпатрия (Австралия). Случайная Гб. Предположительный Г найден мертвым на побережье залива Сагами (Хонсю, Японские о-ва). Kuroda, 1967.

Puffinus tenuirostris × P. griseus

ОТРЯД PELECANIFORMES — ВЕСЛОНОГИЕ

СЕМ. SULIDAE — ОЛУШЕВЫЕ

Sula cyanops — см. Sula dactylatra
Sula dactylatra — Голуболицая олуша
× Sula leucogaster — Бурая олуша
Океанические о-ва в тропических и субтропических водах. Семисимпатрия. Случайная Гб (?). 3 взрослых Г на о. Узонг (зап. Пацифика) — предполагаемые потомки смешанной пары (самец S. leucogaster, самка S. dactylatra). Gray, 1958.

Sula leucogaster × S. dactylatra

СЕМ. PHALACROCORACIDAE — БАКЛАНОВЫЕ

Phalacrocorax albiventer — Королевский баклан *
× Phalacrocorax atriceps — Голубоглазый баклан
Южн. Америка.Семисимпатрия. Регулярная Гб. «Ложный полиморфизм». Фенотипически чистые популяции найдены на Ю. Чили у 45° ю. ш. (P. atriceps) и на Фолклендских (Мальвинских) о-вах (P. albiventer). На атлантическом побережье южн. Аргентины и в Магеллановом проливе обитают смешанные популяции с разным соотношением исходных фенотипов. В провинции Санта-Круц (Аргентина) доля смешанных пар не превышает 8 %, промежуточных по окраске особей — 15—20 %. Взрослые различаются деталями окраски оперения головы и спины и цветом голой кожи «лица». Четкие различия имеет гнездовой наряд молодых. Моторика полового поведения у обоих видов весьма сходна, если не идентична. Вокализацию не изучали. Ранее формы albiventer и atriceps рассматривали как морфы единого вида или как две географические расы среди 7 подвидов «P. atriceps». Devillers, Terschuren, 1978; Rasmussen, 1986; Siegel-Causey, 1986.

Phalacrocorax atriceps × P. albiventer

ОТРЯД CICONIIFORMES — АИСТООБРАЗНЫЕ

СЕМ. ARDEIDAE — ЦАПЛЕВЫЕ

Ardea cinerea — Серая цапля
× Ardea purpurea — Рыжая цапля
Старый Свет. Семисимпатрия (Евразия). Случайная Гб. Г добыт в Камарге (южн. Франция). Ранее описаны 2 предположительных Г. Gray, 1958; Harrison, Harrison, 1968.

× Egretta alba — Большая белая цапля
Старый и Новый Свет (E. alba — космополит). Семисимпатрия (Евразия, Мадагаскар). Случайная Гб. В Бельгии наблюдали смешанную пару (далеко за пределами ареала E. alba), а на следующий год в том же месте — особь промежуточного фенотипа. Известны также Г из Дании. Lippens, Burggraeve, 1983; Eigenhuis, 1984.

× Egretta garzetta — Малая белая цапля
Старый Свет. Семисимпатрия (Ю. Евразия, Мадагаскар). Случайная Гб. Смешанная пара в колонии A. cinerea (первый случай регистрации E. garzetta в Бельгии) вывела 2 птенцов. За одним из них наблюдали в неволе 2 года. Lippens, Burggraeve, 1983.

Ardea herodias — Большая голубая цапля
× Ardea occidentalis — Антильская цапля *
Неогея. Парапатрия. Регулярная Гб. Гибридогенный полиморфизм. Первый вид широко распространен в материковой Сев. Америке. Второй занимает острова Карибского моря. Общая окраска соответственно серая и белая. На о-вах Флорида-Кис обитает изменчивая популяция с преобладанием белых особей. Среди прочих наблюдается весьма высокая изменчивость (все оттенки серого до почти белого). Эти «сероватые» особи известны как «A. würdemannii». Они представляют собой Г разных поколений от скрещивания серых A. h. wardii и белых A. occidentalis. Holt, 1928; Mayr, 1956; Bancroft, 1969; Mayr, Short, 1970; Meise, 1975.

Ardea occidentalis × A. herodias
Ardea purpurea × A. cinerea
Butorides striatus — Зеленая кваква
× Butorides sundevalli *
Тропики (субтропики) Старого и Нового Света. Семисимпатрия (?). Гб. Совместно обитают на Галапагосских о-вах. Ситуация не изучена. Harris, 1973.
Butorides sundevalli × B. striatus
Egretta alba × Ardea cinerea
Egretta garzetta × Ardea cinerea
Florida caerulea — Малая голубая цапля
× Leucophoyx thula — Снежная цапля
Неогея. Семисимпатрия (Ю. Сев. Америки, С. Южн. Америки). Случайная Гб. Известен Г из Флориды. Gray, 1958.
Leucophoyx thula × Florida caerulea
Nycticorax caledonicus — Желтая кваква
× Nycticorax nycticorax — Кваква
Старый и Новый Свет (N. nycticorax — космополит). Семисимпатрия (Филиппинские и Зондские о-ва). Ограниченная Гб. В зап. части о. Ява добыто не менее 4 Г. Здесь в течение 3 лет наблюдали единственную особь N. caledonicum в большой колонии N. nycticorax. В вост. Индонезии, на В. о. Ява и на о. Сулавеси N. nycticorax очень редка. Предполагается возможность Гб на о. Сулавеси. Hoogerwerf, 1966; Hubbard, 1976.
Nycticorax nycticorax × N. caledonicus

СЕМ. THRESKIORNITHIDAE — ИБИСОВЫЕ

Carphibius spinicollis — см. Threskiornis spinicollis
Eudocimus albus — Белый ибис
× Eudocimus ruber — Алый ибис
Неогея. Семисимпатрия. Широкая Гб. E. albus обитает на Ю. Сев. Америки, в Центр. Америке и в сев. части Южн. Америки. E. ruber занимает С. Южн. Америки. В области совместного обитания (С.-З. Колумбии, Венесуэла) E. albus составляет около 10 % от численности смешанной популяции. Среди примерно 100 тыс. гнездящихся пар обоих видов отмечено 80 смешанных. Г. добыт во Флориде, за пределами ареала E. ruber. Maehr, Hintermister, 1982; Ramo, Busto, 1987.

Eudocimus ruber × E. albus
Threskiornis aethiopica — см. Threskiornis molucca
Threskiornis molucca — Священный (белый) ибис
× Threskiornis spinicollis — Желтошеий ибис

Нотогея. Семисимпатрия (Австралия). Случайная Гб. Предполагаемый Г из Австралии (шт. Виктория). Disher, 1983.

Threskiornis spinicollis × T. molucca

ОТРЯД ANSERIFORMES — ГУСЕОБРАЗНЫЕ

СЕМ. ANATIDAE — УТИНЫЕ

Семейство выделяется в классе Птиц обилием эпизодов случайной Гб (Johnsgard, 1960). Особенно много Г обнаруживается в Зап. Европе, чему способствует, очевидно, интродукция новых видов, полувольное содержание и скрещивание многих видов в зоопарках, разведение парковых популяций, гибридизация диких и «полудиких» особей с птицами домашних пород и т. д. Все это порождает у орнитологов острую проблему диагностики Г. Гибридные самцы в ряде случаев сходны с видами, обитающими за пределами Европы. Например, потомки от скрещивания Aythya marila × A. fuligula близки по окраске к американской малой чернети A. affinis, что вылилось в так называемую проблему малой чернети (см.: Perrins, 1961; Geroudet, 1966; Gillham et al., 1966; Dubois, 1979). Диагностика гибридных самок еще более затруднена, поскольку у близких гибридизирующих видов самки, как правило, очень сходны по окраске (последнее обстоятельство может создавать ложное представление о редкости гибридных самок по сравнению с самцами). При существующем положении вещей весьма велика вероятность появления поливидовых Г.

Описанная ситуация во многом обязана деятельности человека, но немаловажны и биологические особенности утиных, благоприятствующие межвидовой Гб. К числу таких особенностей относятся: 1) промискуитетные склонности самцов (виды рода Anas), в норме осуществляющих насильственные садки на чужих самок, как правило своего вида (Smith, 1968; McKinney, Stolen, 1982; Cheng et al., 1982, 1983). Показано, что при насильственной копуляции возможно оплодотворение; 2) широкое распространение внутри- и межвидового гнездового паразитизма (см., например: Bezzel, 1961; Hellebrekers, Voous, 1964; Ардамацкая, 1965; Hines, Mitchell, 1984; Amat, 1985). Многократно показано, что воспитание птенцов в чуждой социальной среде ведет к их половому запечатлению на приемных родителей; 3) плодовитость потомства от межвидовых (в том числе — и тройных) скрещиваний. Экспериментально показана плодовитость многих межродовых и даже межтрибальных Г (Gray, 1958; Scherer, Hilsberg, 1982).

ПОДСЕМ. ANSERINAE — ГУСИНЫЕ

Anser albifrons — Белолобый гусь
× Anser erythropus — Пискулька

Голарктика. Семисимпатрия (С. Евразии). Случайная Гб. 2 Г добыты среди зимующих A. albifrons в Нидерландах. Voous, Wattel, 1967; van Impe, 1982.

× Anser fabalis — Гуменник

Голарктика. Семисимпатрия (Гренландия, С. Евразии). Случайная Гб. Г (2) добыты на зимовках в Азербайджане и в Зап. Европе. Дементьев, 1938; Gray, 1958.

× Branta canadensis — Канадская казарка
Голарктика. Семисимпатрия (субарктические р-ны Сев. Америки). Случайная Гб.Г F_1 иногда фертильны. Предполагаемые Г добывались во внегнездовой сезон в США и в Японии. Г F_1 плодовиты. Kuroda, 1958; Gray, 1958; Craven, Westemeier, 1979.

× Branta leucopsis — Белощекая казарка
Голарктика. Семисимпатрия (сев. Атлантика). Случайная Гб. Известны Г из Нидерландов. Ente et al., 1964; Mauer, 1980.

× Chen caerulescens — Белый гусь
Голарктика. Семисимпатрия (субарктические р-ны Сев. Америки). Случайная Гб. Предполагаемый Г из Канады (Саскачеван). Lachman, 1970.

Anser anser — Серый гусь
× Brata canadensis — Канадская казарка
Голарктика. Аллопатрия. Случайная Гб после интродукции. В 1920-х—1930-х гг. в Дании, Швеции и Германии начали разводить в неволе канадских казарок B. canadensis. Позже здесь сформировалась местная дикая перелетная популяция. Г отмечали в Дании, Швеции и Великобритании. На С. ФРГ наблюдали смешанную пару (самец B. canadensis, самка A. anser) и 2 гибридные молодые особи в послегнездовом скоплении серых гусей. На о. Зильт (Северное море) самец A. anser и самка B. canadensis вырастили 2 птенцов. Предполагают, что Гб оказала влияние на фенотип британских серых гусей. Г F_1 фертильны. Lee, 1965; Harrison, Harrison, 1969; Fabricus, 1983; Jansson, 1984; Smith, 1986; Waldersee, 1986; Bruns, 1987.

Anser brachyrhynchus — Короткоклювый гуменник
× Branta canadensis — Канадская казарка
Голарктика. Аллопатрия. Случайная Гб. Возможен контакт в с.-в. Атлантике. Известен Г из Европы. Leck, 1968.

Anser caerulescens — см. Chen caerulescens
Anser erythropus × A. albifrons
Anser fabalis — Гуменник × A. albifrons;
× Branta canadensis — Канадская казарка
Голарктика, Аллопатрия. Случайная Гб. Возможен контакт в Берингии. Г добыт в Анадырском крае (V. 1903). Орешникова, 1985.

×Branta leucopsis — Белощекая казарка
Евразия, сев. Атлантика. Семисимпатрия (с.-в. Европа, Шпицберген, вост. Гренландия). Случайная Гб. Известен Г из Венгрии, Gray, 1958.

Branta bernicla — Черная казарка
× Branta canadensis — Канадская казарка
Голарктика, Семисимпатрия (арктические районы Сев. Америки). Случайная Гб. Описан Г B. b. hrota × B. c. hutchinsii. В неволе Г F_1 фертильны. Sibley, 1952; Johnsgard, 1960.

× Branta leucopsis — Белощекая казарка
Голарктика. Семисимпатрия (С.-В. Европа, Шпицберген, В. Гренландии). Случайная Гб. Экземпляр гибридной самки в Дарвиновском музее (Москва). Г F_1 фертильны. Костина, Тарханова, 1985.

× Branta nigricans — Американская казарка *
Голарктика. Парапатрия — семисимпатрия. Ограниченная Гб. Зона контакта B. b. hrota и B. nigricans в субарктических и арктических р-нах

Канады (архипелаг Парри, о. Банкс, низовья р. Перри). Серия (n=66) с о-вов Принс-Патрик и Банкс включает 29 % hrota, 32 % nigricans и 39 % промежуточных по окраске экземпляров. Смешанные пары («чистые» chrota × «чистые» nigricans) наблюдаются редко. Не исключен обмен генами между B. b. bernicla и B. nigricans в р-не Таймыра. Manning et al., 1956; Godfrey, 1966; Meise, 1975; Cramp, Simmons, 1980a (см. также: Степанян, 1983).

× Chen caerulescens — Белый гусь

Голарктика; Семисимпатрия (арктические р-ны Сев. Америки, Чукотка). Случайная Гб. Г добыт в США (шт. Сев. Каролина). Gray, 1958.

Branta canadensis — Канадская казарка × Anser albifrons; A. anser; A. brachyrhynchus; A. fabalis; Branta bernicla;

× Branta nigricans

Сев. Америка. Симпатрия. Случайная Гб. Предполагаемый Г добыт в США (шт. Вашингтон). Gray, 1958.

× Chen caerulescens

Сев. Америка. Симпатрия. Регулярная ограниченная Гб. К 1972 г. поступили сведения о 45 Г. При учетах зимующих в США B. c. hutchinsii за 5 лет наблюдали 30 Г. Их доля в стаях канадских казарок составляет на зимовках 0,02—0,03 %. Среди зимующих C. c. caerulescens Г обнаружить не удалось. Г принимают участие в размножении (пара самец Г × самка B. canadensis с 3 птенцами в возрасте 2—3 недели; пара того же состава с кладкой в 6 яиц; и др.). В период гнездования виды тесно контактируют. Обычны смешанные кладки. Зафиксировано 4 случая пребывания птенцов белого гуся в гнездах канадской казарки. Один из этих птенцов позже обнаружен на зимовке со своими приемными родителями. Переадресованный импринтинг ведет к Гб. Этому способствует сходство в брачном поведении. Скрещивания в неволе подтверждают возможность фертильности Г. Nelson, 1952; Gray, 1958; McGlauchlin, 1971; Prevett, MacInnes, 1972; Starkey, 1972; Luepke, 1984.

Branta leucopsis — Белощекая казарка × Anser albifrons; A. fabalis; Branta bernicla;

× Branta ruficollis — Краснозобая казарка

С. Евразия. Аллопатрия. Случайная Гб. Г добыты на зимовках в Нидерландах. Lee, Ouweneel, 1976; Jukema et al., 1980; Mauer, 1980.

× Chen caerulescens — Белый гусь

Голарктика. Аллопатрия. Случайная Гб. Возможен контакт в с.-з. Атлантике. Г добыт на зимовках в Нидерландах. Lebret, 1983.

Branta nigricans × B. bernicla; B. canadensis

Branta ruficollis × B. leucopsis

Chen caerulescens — Белый гусь × Anser albifrons; Branta bernicla; B. canadensis; B. leucopsis;

× Chen rossi — Гусь Росса

Сев. Америка. Семисимпатрия. Широкая (интрогрессивная) Гб. Гибридогенный полиморфизм. Полиморфный (белая и «голубая» фазы) C. c. caerulescens симпатричен с исходно мономорфным (белым) C. rossi в субарктических и арктических р-нах Неарктики. К 1971 г. было известно 22 смешанные колонии (в основном в пределах С.-З. Территорий, Канада). В 1961—1968 гг. на путях осенних миграций и на зимовках в Канаде и США (Саскачеван, Южная Дакота, Небраска, Айова, Миссури, Луизиана)

получены сведения о 29 Г белой фазы. Эти регионы входят в традиционные места пролета и зимовок C. c. caerulescens. В исконных местах зимовок в Калифорнии в конце 1970-х годов получены сведения о 112 Г голубой фазы. В общей сложности к 1979 г. опубликована информация о 160 особях гибридного происхождения (42 белых, 118 «голубых»). 13 белых Г наблюдали на местах гнездования в арктической Канаде. Среди подробно описанных Г соотношение полов равное (n=24). Документированы случаи размножения смешанных пар, возвратных скрещиваний (белый Г × × C. rossi: 4 гусенка; самка белый Г × самец C. rossi: 3 птенца) и размножения белых Г inter se (3 птенца). На пролете и зимовках голубые Г встречаются в парах с голубыми и с белыми C. caerulescens, а также с белыми Г. Ряд экземпляров расцениваются как Г F_2 и F_3. Нет указаний на их пониженную приспособленность. Есть основания считать, что Гб углубляется. Белые Г составляют 0,2—0,5 % от численности C. caerulescens и 4,8 % от численности C. rossi. Среди особей голубой фазы Г численно преобладают над чистыми C rossi (15 % и 8 % соответственно). Предполагается, что полиморфизм у C. rossi — вторичное явление, обязанное его Гб с C. c. caerulescens.

Причины широкой Гб — расширение ареала с C. rossi и областей его зимовок. Увеличивается число совместных колоний в зап. и вост. частях арктической Америки. В таких колониях обычны смешанные кладки (до 4 %) [1]. Результатом является переадресованный импринтинг. Кроме того, во вновь осваиваемых гусем Росса местах зимовок он резко уступает в количестве белому гусю. Дефицит конспецифических половых партнеров у первого вида способствует формированию смешанных пар. Учитывая резкие различия в общей численности видов (порядка 966 тыс. C. c. caerulescens, 31 тыс. C. rossi), прогрессирующее углубление Гб ставит под угрозу существование второго вида. Trauger et al., 1971; Hatch, Short, 1976; Prevett, Johnson, 1977; McLandress, McLandress, 1979.

Chen hyperboreus — см. Chen caerulescens

Chen rossi × Chen caerulescens

Cygnus bewickii — Тундровый лебедь *

× Cygnus columbianus — Американский лебедь

Голарктика, Аллопатрия. Случайная Гб. C. columbianus занимает субарктические р-ны Сев. Америки, о. Лаврентия и Чукотский п-ов (к З. до Колючинской губы). C. bewickii распространен в тундрах Евразии (к В. до Чаунской губы). 2 смешанные пары (с 3 и 4 птенцами) наблюдали на местах гнездовий в районе Колючинской губы, 4 другие — на зимовках в США, Канаде и Японии. В местах пролета и зимовок отмечено 10—20 Г (в основном в США, один — в Великобритании). Гб обязана залетам представителей каждой формы в ареал другой (описано 9 случаев). Кищинский и др., 1975; Evans, Sladen, 1980;Sladen, Kistchinski, 1981 (см. также: Исаков. 1952).

Cygnus columbianus× C. bewickii

Dendrocygna bicolor — Двуцветная древесная утка

× Dendrocygna viduata — Белолицая древесная утка

Тропики Старого и Нового Света. Семисимпатрия (Африка). Случайная Гб. Известен 1 Г из Южн. Африки. Clark, 1974.

Dendrocygna viduata × D. bicolor

---

[1] Этому способствует описанное для белых гусей стремление самок закатывать в свои гнезда яйца, отложенные поблизости от него другими самками (Литвин, Сыроечковский, 1984).

ПОДСЕМ. ANATINAE — УТИНЫЕ

Aix sponsa — Каролинская утка

× Anas platyrhynchos — Кряква

Голарктика. Семисимпатрия (Сев. Америка). Случайная Гб. Г добыт в США (шт. Огайо). Г F_1 фертильны. Trautman, Trautman, 1968.

× Aythya americana — Американский красноголовый нырок

Сев. Америка. Семисимпатрия. Случайная Гб. Cockrum, 1952.

× Mergus cucullatus — Американский крохаль

Сев. Америка. Семисимпатрия. Случайная Гб. Известен 1 Г. Описаны смешанные кладки (гнездовой паразитизм M. cucullatus на Aix sponsa). Bouvier, 1974; Russel, 1978.

Anas acuta — Шилохвость

× Anas americana — Американская свиязь

Голарктика. Семисимпатрия. (Сев. Америка). Случайная Гб. Johnsgard, 1960.

× Anas carolinensis — Каролинский чирок-свистунок

Голарктика. Семисимпатрия (Сев. Америка). Случайная Гб. Известен Г из Калифорнии. Howell, 1959.

× Anas clypeata — Широконоска

Голарктика. Симпатрия. Случайная Гб. Известен Г из Нидерландов. Gray, 1958.

× Anas crecca — Чирок-свистунок

Голарктика. Семисимпатрия (Палеарктика). Случайная Гб. Г (все самцы) добывались в Зап. и Вост. Европе, в Индии и Египте. В неволе показана плодовитость самки F_1 при возвратном скрещивании с A. crecca. Дементьев, 1939; Sage, 1960; Harrison, Harrison, 1969, 1971.

× Anas formosa — Клоктун

Голарктика. Семисимпатрия (Вост. Сибирь). Случайная Гб. Предполагаемый Г добыт на зимовке в Египте. Gray, 1958.

× Anas penelope — Свиязь

Голарктика. Семисимпатрия (Палеарктика). Случайная Гб. Gray, 1958; Harrison, Harrison, 1966; Amedro, 1976.

× Anas platyrhynchos — Кряква

Голарктика. Симпатрия. Случайная Гб. Г известны из разных точек обширной зоны симпатрии (зап. и вост. Европа, Сев. Америка) и из р-нов пролета и зимовок (Испания, Индия). В коллекциях есть особи обоих полов (например, в Амстердамском музее — 2 самца и 4 самки). При Гб в неволе значительная часть яиц у смешанных пар оказывается неоплодотворенными. Г F_1, полученные из оплодотворенных яиц, способны скрещиваться inter se. Среди гибридов F_2 соотношение полов близко к равному (самцы : самки=23 : 18). Г F_3 и F_4, вероятно, фертильны. Демонстративное брачное поведение существенно различается. У Г F_2 оно представляет собой мозаику элементов, свойственных тому и другому виду. Поляков, 1908; Кареев, 1910; Дементьев, 1939; Cockrum, 1952; Gray, 1958; Rucner, 1963; Sharpe, Johnsgard, 1966; Wattel; Harrison, 1968; Dragomir, Inasku, 1969; Marti, 1969; McDonald, Newby, 1971; Braun, Hopper, 1974.

× Anas platyrhynchos × Anas strepera — Кряква — Серая утка

Предполагаемый тройной Г добыт в Великобритании. Harrison, Harrison, 1965a.

×Anas querquedula — Чирок-трескунок
Голарктика. Семисимпатрия (Евразия). Случайная Гб. Упоминаются Г из Европы. Gray, 1958.

×Anas rubripes — Американская черная утка
Голарктика. Семисимпатрия (Сев. Америка). Случайная Гб. Г найден в выборке из 1204 A. acuta и 309 A. rubripes. Alison, Prevett, 1976.

× Anas strepera — Серая утка
Голарктика. Семисимпатрия (Ю. Палеарктики, Сев. Америка). Случайная Гб. Г F_1 фертильны. Sibley, 1957; Johnsgard, 1960.

× Aythya americana — Американский красноголовый нырок
Голарктика. Семисимпатрия (Сев. Америка). Случайная Гб. Известен Г из США. Cockrum, 1952.

×Aythya ferina — Красноголовый нырок
Голарктика. Случайная Гб. Упоминаются Г из Европы. Gray, 1958.

× Somateria mollissima — Гага
Голарктика. Семисимпатрия — аллопатрия. Случайная Гб (?). Сомнительный Г из Европы. Gray, 1958.

Anas americana — Американская свиязь × A. acuta;
× Anas carolinensis — Каролинский чирок-свистунок
Сев. Америка. Семисимпатрия. Случайная Гб. Johnsgard, 1960.

× Anas penelope — Свиязь
Голарктика. Аллопатрия. Случайная Гб. Совместные зимовки на Ю.-В. Сев. Америки. Г известны из США и Великобритании. Они, вероятно, фертильны. Cockrum, 1952; Ekins, 1983.

× Anas platyrhynchos — Кряква
Голарктика. Семисимпатрия (Сев. Америка). Случайная Гб. Г F_1 фертильны. Cockrum, 1952.

× Anas strepera — Серая утка
Голарктика. Семисимпатрия (Сев. Америка). Случайная Гб. Cockrum, 1952.

Anas bahamensis — Багамская шилохвость
× Anas georgica — Бурая шилохвость
Южн. Америка. Семисимпатрия. Случайная Гб. Известен Г из Аргентины. Sibley, 1957.

Anas capensis — Капский чирок
× Anas erythrorhyncha — Красноклювый чирок
Африка. Семисимпатрия. Случайная Гб. Известны 2 Г из южн. Африки. Pocock, 1973.

× Anas undulata — Желтоклювая утка
Африка, Семисимпатрия. Случайная Гб. Г добыт в ю.-з. Африке. Jensen, Dean, 1973.

Anas carolinensis — Каролинский чирок-свистунок × A. acuta; A. americana;
× Anas crecca — Чирок-свистунок
Голарктика. Парапатрия (сев. Пацифика). Ограниченная (?) Гб. Зона контакта на о-вах Прибылова. Ситуация не изучена. Г (самец) добыт на весеннем пролете в Японии. Kuroda, 1961; Mayr, Short, 1970; Meise, 1975.

× Anas discors — Синекрылый чирок
Сев. Америка. Симпатрия. Случайная Гб. Залетный Г добыт в Швеции. Strubbe, 1967.

× Anas platyrhynchos — Кряква
Голарктика. Семисимпатрия (Сев. Америка). Случайная Гб. 2 Г добыты в США. Наблюдали смешанную пару (самец A. carolinensis, самка A. platyrhynchos в Финляндии: самец последовал за самкой с зимовок. Г F_1 фертильны. Cockrum, 1952; Raitasuo, 1964; Trautman, Trautman, 1968.

Anas castanea — Каштановая утка
× Anas gibberifrons — Серый чирок
Нотогея, Зондские о-ва. Семисимпатрия (южн. Австралия, Тасмания). Случайная Гб. Johnsgard, 1960.

× Anas platyrhynchos — Кряква
Голарктика, Нотогея. Семисимпатрия (Австралия, Тасмания). Случайная Гб после интродукции кряквы. Norman, 1987.

Anas clypeata — Широконоска × A. acuta;
× Anas crecca — Чирок-свистунок
Голарктика. Симпатрия. Случайная Гб. Johnsgard, 1960.

× Anas discors — Синекрылый чирок
Голарктика. Семисимпатрия (Сев. Америка). Случайная Гб. Есть описания 4 Г. Г F_1 фертильны. Hall, Harris, 1968.

× Anas formosa — Клоктун
Голарктика. Семисимпатрия (Вост. Сибирь). Случайная Гб. 2 Г (самцы) добыты на зимовках в Индии. Harrison, Harrison, 1968.

× Anas platyrhynchos — Кряква
Голарктика. Симпатрия. Случайная Гб. Г добывались в зоне симпатрии в Европе и Сев. Америке, а также на зимовках в Индии (самец, XII 1911 г.). Sibley, 1957; Johnsgard, 1960; Harrison, Harrison, 1968.

× Anas querquedula — Чирок-трескунок
Голарктика. Семисимпатрия (Евразия). Случайная Гб. Г F_1 фертильны. Johnsgard, 1960.

× Anas strepera — Серая утка
Голарктика. Семисимпатрия (Ю. Палеарктики, Сев. Америка). Случайная Гб. Johnsgard, 1960.

Anas crecca — Чирок-свистунок × A. acuta; A. americana; A. carolinensis *;
× Anas formosa — Клоктун
Евразия. Семисимпатрия (Вост. Сибирь). Случайная Гб. Г F_1 фертильны. Г, добытый в Кашмире (Индия), может быть результатом скрещивания A. crecca × A. acuta. Sibley, 1958; Harrison, Harrison, 1969.

× Anas penelope — Свиязь
Евразия. Симпатрия. Случайная Гб. Известно несколько Г из Европы. Дементьев, 1938; Harrison, 1962; Hererra, Hiraldo, 1973.

× Anas platyrhynchos — Кряква
Голарктика. Семисимпатрия (Евразия). Случайная Гб. Известно не менее 4 Г. Один из них обнаружен в выборке из 6900 крякв и 1200 чирков-свистунков. Г F_1 фертильны. Sewertzow, 1883; Holgersen, 1956; Панченко, 1977; Костина, Тарханова, 1985.

× Anas querquedula — Чирок-трескунок
Евразия. Семисимпатрия. Случайная Гб. Johnsgard, 1960.

× Anas strepera — Серая утка
Голарктика. Симпатрия. Случайная Гб. Упоминаются «Г в природе». Дементьев, 1940.

Anas cyanoptera — Западноамериканский чирок
× Anas discors — Синекрылый чирок
Сев. Америка. Семисимпатрия. Случайная Гб. Г сравнительно обычны. В одном случае Гб явилась результатом первого появления A. cyanoptera в аллопатрическом участке ареала A. discors. Один из Г (самец) имел нормально развитые гонады. В эксперименте Г F_1 фертильны. Harris, Wheller, 1965; Brackney, 1967; Lahrman, 1971; Wedgwood, Wedgwood, 1975; Bolen et al., 1978; Bolen, 1979; Weseloh, Weseloh, 1979; Lokemoen, Sharp, 1981; Freese, 1982; Godfrey, 1987.

× Anas platyrhynchos — Кряква
Голарктика. Семисимпатрия (Сев. Америка). Случайная Гб. Cockrum, 1952.

Anas diazi — Мексиканская утка *
× Anas platyrhynchos — Кряква
Голарктика. Парапатрия. Широкая Гб. Зона контакта на Ю. США (шт. Нью-Мексико). Из 200 добытых здесь экземпляров не менее 50 % представлены Г. Влияние интрогрессии прослеживается в сев. Мексике (шт. Чиуауа). Далее к Ю. фенотип A. diazi сохраняется в относительной чистоте. У A. diazi половой дихроматизм не выражен, самцы похожи на самок. Г резко отличаются от самок обоих видов. Johnsgard, 1961; Short, 1978; Finley, 1977; Scott, Reynolds, 1984.

Anas discors × A. carolinensis; A. clypeata; A. cyanoptera
Anas erythrorhyncha — Красноклювый чирок × A. capensis;
× Anas undulata — Желтоклювая утка
Африка. Семисимпатрия. Регулярная Гб. Между 1957 и 1976 гг. в Южн. Африке наблюдали 19 Г (среди них 12 самцов и 5 самок). Большая часть — это Г F_1, 2 самца и 2 самки определены как баккроссы (F_1 × A. undulata). Один Г F_1 приходится на 2085 особей обоих родительских видов, концентрация всех Г (F_1 плюс баккроссы) — 1 : 1594. Clark, 1971; Milstein, 1979.

Anas falcata — Касатка
× Anas penelope — Свиязь
Евразия. Семисимпатрия (Вост. Сибирь, Дальний Восток). Случайная Гб. Известны экземпляры Г (самцы) с Енисея (Зоомузей МГУ) и из шт. Манипур (С. Индии). В неволе от самки Г F_1 и самца A. acuta получена жизнеспособная самка (тройной Г). Harrison, Harrison, 1968; В. Е. Флинт, личн. сообщ.

× Anas platyrhynchos — Кряква
Голарктика. Семисимпатрия (Вост. Сибирь, Дальний Восток). Случайная Гб. Предполагаемый Г из Японии. Kuroda, 1960.

× Anas strepera — Серая утка
Голарктика. Семисимпатрия (Южн. Сибирь, Приамурье). Случайная Гб. Sibley, 1957; Johnsgard, 1960.

× Tadorna tadorna — Пеганка
Азия. Семисимпатрия (Забайкалье, Монголия). Случайная Гб (?). В качестве Г между этими видами в 1890 г. описана самка, добытая у Владивостока IV 1877. Позже в коллекции поступили самка (1913 г.) и 2 самца (1916, 1924 гг.) из Кореи, описанные как представители нового вида Pseudotadorna cristata Kuroda, 1917 (хохлатая пеганка). Исаков, 1952; Воробьев, 1954.

Anas formosa — Клоктун × A. acuta; A. clypeata; A. crecca;
× Anas penelope — Свиязь
Евразия. Семисимпатрия (Вост. Сибирь). Случайная Гб. Упоминаются Г, условия появления которых неизвестны (в природе?). Gray, 1958.

Anas fulvigula — Флоридская утка *
× Anas platyrhynchos — Кряква
Голарктика. Аллопатрия. Случайная Гб. Г A. f. maculosa × A. platyrhynchos добыт в Техасе, за пределами ареала кряквы. Nelson, 1980.

Anas georgica × A. bahamensis
Anas gibberifrons — Серый чирок × A. castanea;
× Anas platyrhynchos — Кряква
Голарктика, ю.-в. Азия, Нотогея. Семисимпатрия. Случайная Гб после интродукции и последующего расселения кряквы. На о. Макуори наблюдали самку Г в паре с самцом — тройным Г (gibberifrons × platyrhynchos × superciliosa) при выводке. Norman, 1987.

× Anas poecilorhyncha — Желтоклювая кряква
Ю.-в. Азия, Нотогея, ю.-з. Пацифика. Алло-парапатрия. Случайная Гб. Johnsgard, 1960.

× Anas rhynchotis — Австралийская шилохвость
Зондские о-ва, Нотогея. Семисимпатрия (южн. Австралия, Новая Зеландия). Случайная Гб. Johnsgard, 1960.

× Anas superciliosa — Австралийская черная утка
Зондские о-ва, Нотогея, ю.-з. Пацифика. Симпатрия. Случайная Гб. Г обнаружен в выборке из 1506 особей обоих родительских видов (см. также Anas gibberifrons × A. platyrhynchos). Lavery, 1966.

Anas maculosa — см. Anas. fulvigula
Anas penelope — Свиязь × A. acuta; (A. acuta × A. strepera); A. americana; A. crecca; A. falcata; A. formosa;
× Anas platyrhynchos — Кряква
Голарктика. Семисимпатрия (Евразия). Случайная Гб. Известны 3 Г (самцы) из Европы (СССР, Нидерланды). У одного из них гонады развиты нормально. Г F_1 фертильны. Дементьев, 1939; Kuroda, 1960; Wattel, Harrison, 1968.

× Anas querquedula — Чирок-трескунок
Евразия. Семисимпатрия. Случайная Гб. Sibley, 1957.

× Anas strepera — Серая утка
Голарктика. Семисимпатрия (Евразия). Случайная Гб. Г F_1 иногда фертильны. Sibley, 1957; Johnsgard, 1960.

Anas platyrhynchos — Кряква × Aix sponsa: Anas acuta (A. acuta × × A. strepera); A. americana; A. carolinensis; A. castanea; A. clypeata; A. crecca; A. cyanoptera; A. diazi;
× Anas domestica — Домашняя утка

Оседлая популяция кряквы в антропогенных ландшафтах сев.-вост. Нидерландов связана широкой Гб с белыми домашними утками. Большую часть этой популяции составляют Г. Аналогичную картину наблюдали в Хабаровском крае. Bossema, Roemers, 1985; Грабовский, личн. сообщ.

× A. falcata; A. fulvigula; A. gibberifrons; A. penelope;

× Anas poecilorhyncha — Желтоклювая кряква

Палеарктика, ю.-в. Азия, зап. Пацифика. Семисимпатрия. Ограниченная (случайная?) Гб. Кряква симпатрична с лишенной выраженного полового диморфизма A. poecilorhyncha на советском Дальнем Востоке, в Японии, части Китая, Бирме и сев. Индии. Случаи Гб здесь «очень немногочисленны». В неволе Г плодовиты при скрещиваниях inter se и с другими видами р. Anas. Gray, 1958; Braithwaite, Miller, 1973.

× Anas rubripes — Американская черная утка *

Голарктика. Семисимпатрия (Сев. Америка). Интрогрессивная поглотительная Гб. Первоначально, вероятно, аллопатричны. Кряква занимала сев. и зап. часть континента, A. rubripes — вост. регионы. С 1900 г. началась быстрая экспансия кряквы в ареал второго вида (с одновременной интродукцией парковых популяций кряквы на В.). С 1939 по 1964 г. доля кряквы в смешанной популяции на атлантическом побережье США возросла с 4 до 47 %. До 1939 г. Г не отмечали. В 1964 г. они по всей зоне симпатрии составляли 0,6—2,0 %, на атлантическом побережье — 1,8 %; в начале 1970-х гг. — 6,5 %, в начале 1980-х гг. — свыше 50 % (по окраске оперения: 77 % среди особей типа platyrhynchos, 51 % среди особей типа rubripes). Известны залеты Г в Европу. Г всех поколений во всех типах скрещиваний полностью фертильны. Перемешиванию популяций способствует тот факт, что формирование брачных пар происходит на совместных зимовках. Сначала образуются гомогамные пары, затем — смешанные (из «резервных» особей). При этом до 73 % самок A. rubripes, не нашедших конспецифических партнеров, формируют пары с самцами кряквы. Самцы следуют за самками в ареал последних. В результате новая мутация, возникшая в популяции одного вида в максимальном удалении от зоны симпатрии, может в течение 5 лет войти в генный пул максимально удаленной популяции второго вида. Вероятно, именно интрогрессивная Гб ответственна за чрезвычайно малую величину генетической дистанции между кряквой и черной уткой (порядка 0,001). При этом некоторые популяции «A. platyrhynchos» и «A. rubripes» генетически разнятся меньше, чем отдельные конспецифические популяции внутри каждого вида. Электрофоретическими методами можно надежно диагносцировать родительские формы Г F_1. Однако гибридная природа потомства от возвратных скрещиваний выявляется лишь с вероятностью 12—39 %. Фенотипически многие потомки от возвратных скрещиваний и от скрещиваний между Г F_1 неотличимы от родительских форм. Это должно приводить к сильному занижению реальной доли особей гибридогенного происхождения в смешанных популяциях. К настоящему времени суммарные оценки доли Г в восточных районах США и Канады составляют 15 %, по данным электрофореза, и около 40 % (35—44) по окраске оперения. Прогнозируется дальнейшее углубление Гб, что ставит под угрозу существование автохтонной A. rubripes как самостоятельной генетической системы. Johnsgard, 1967; Heusmann, 1974; Alison, Prevett, 1976; Morgan et al., 1976, 1984a, b; Hunt, 1979; King, 1979; Grandy, 1983; Brodsky, Weatherhead, 1984; Ankney et al., 1986.

× Anas strepera — Серая утка

Голарктика. Симпатрия. Случайная Гб. Г добывались в разных точках зоны симпатрии (Великобритания, Югославия, США) и в р-нах пролета и зимовок (Испания). Часть Г фертильны. Cockrum, 1952; Gray, 1958; Rucner, 1963; Harrison, Harrison, 1965b; del Junco, 1968.

× (Anas strepera × Anas acuta) — (Серая утка × Шилохвость);

Anas superciliosa — Австралийская черная утка

Голарктика, Нотогея, зап. Пацифика. Аллопатрия. Гб в результате интродукции: Микронезия — слияние видов; Нотогея — ограниченная Гб, интрогрессивная поглотительная Гб. На Марианских о-вах гибридогенная популяция A. oustaleti.

В Австралию крякву неоднократно интродуцировали из Европы и США, начиная с 80-х гг. XVIII в. В середине 70-х гг. нашего века область распространения парковых и охотохозяйственных популяций кряквы охватывала крайний Ю.-В. материка и сев.-вост. часть о. Тасмания. Ареал автохтонной A. superciliosa rogersi занимает почти всю Австралию, за исключением аридных ландшафтов в центральных ее р-нах. В отличие от кряквы половой дихроматизм у A. superciliosa слабо выражен. Брачное поведение видов практически идентично. Тем не менее в местах совместного обитания видов преобладают ассортативные скрещивания. Из 71 документированного случая брачных игр 40 имели место между самцами и самками A. superciliosa, 25 между особями A. platyrhynchos и только в 6 эпизодах наблюдались межвидовые взаимодействия. Среди Г преобладает тенденция скрещиваться inter se. Ограниченные данные наводят на мысль о пониженном репродуктивном успехе смешанных пар, а также Г во всех типах скрещиваний. При этом биохимически виды чрезвычайно сходны, что не позволяет идентифицировать Г, если они фенотипически сходны с родительскими формами. Анализ окрасочных и размерных признаков не позволяет оценить истинную интенсивность потока генов между видами.

В Новой Зеландии интродуцированная кряква распространилась по всему ареалу местной A. s. superciliosa и уже в конце 1950-х годов превышала ее в количестве. Гб быстро углубляется и принимает характер интрогрессии. В отдельных р-нах доля фенотипических Г за период с 1958 по 1982 г. выросла с 3 до 51 %. Таким образом, автохтонная A. superciliosa находится под реальной угрозой исчезновения. В последние годы кряква и Г platyrhynchos × superciliosa вселяются на о. Маккуори (около 1000 км к Ю. от Новой Зеландии), участвуя здесь в размножении. Г не отмечали до начала 1970-х гг. Сейчас Гб углубляется и создает угрозу чистоте генотипа местной A. superciliosa. Sage, 1958; Yamashina, 1969; Braithwaite, Miller, 1975; Haddon, 1984; Gillespie, 1985; Norman, 1986.

× Anas undulata — Желтоклювая утка

Аллопатрия. Случайная Гб после непреднамеренной интродукции кряквы в ареал африканской A. undulata. Сведения о нескольких Г из южн. Африки. Milstein, Osterhoff, 1975.

× Aythya ferina — Красноголовый нырок

Голарктика. Семисимпатрия. Случайная Гб. Известен Г из Испании. Costa Perez, Rodriques Parada, 1981.

× Aythya fuligula — Хохлатая чернеть

Голарктика. Семисимпатрия (Евразия). Случайная Гб. Описан Г из Югославии. В Великобритании наблюдали копуляцию самца A. fuligula с самкой кряквы. Rucner, 1963; Clegg, 1971.

× Aythya valisineria — Североамериканский нырок
Голарктика. Семисимпатрия (Сев. Америка). Случайная Гб. Cockrum, 1952.

× Netta rufina — Красноносый нырок
Голарктика. Семисимпатрия (Европа, Передняя Азия). Случайная Гб. Описано 3 Г. N. rufina — регулярный гнездовой паразит кряквы. Зарудный, 1908; Wattel, Harrison, 1968; Costa Perez, Rodriques Parada, 1981.

× Somateria mollissima
Голарктика. Семисимпатрия (С. Евразии и Сев. Америки). Случайная Гб. Предположительный Г (самец) добыт в Великобритании из пары с самкой S. mollissima, с которой он держался 2 года. Позже здесь отмечен второй подобный экземпляр. Gray, 1958.

Anas poecilorhyncha × A. gibberifrons; A. platyrhynchos

Anas querquedula — Чирок-трескунок × A. acuta; A. clypeata; A. crecca; A. penelope

× Aythya fuligula — Хохлатая чернеть
Голарктика. Семисимпатрия (Евразия). Случайная Гб. Упоминаются Г в природе. Gray, 1958.

Anas rhynchotis — Синекрылая широконоска × A. gibberifrons;

× Anas superciliosa — Австралийская черная утка
Зондские о-ва, Нотогея. Семисимпатрия (Австралия, Новая Зеландия). Случайная Гб. Известен 1 Г. Gray, 1958.

Anas rubripes × A. acuta; A. platyrhynchos

Anas strepera × A. acuta; (A. acuta × A. platyrhynchos); A. americana; A. clypeata; A. crecca; A. falcata; A. penelope; A. platyrhynchos

Anas superciliosa × A. gibberifrons; A. platyrhynchos; A. rhynchotis

Anas undulata — Желтоклювая утка × A. capensis; A. erythrorhyncha;

× Netta erythrophthalma — Южный нырок
Тропики Старого и Нового Света. Семисимпатрия (Африка). Случайная Гб. Из южн. Африки известно 10 Г (среди них 4 самца и 4 самки). Концентрация Г — один на 3443 особей родительских форм. Г имеют сиринкс промежуточного характера. Clark, 1973; Milstein, Osterhoff, 1975; Milstein, 1979.

Aythya affinis — Малая морская чернеть

× Aythya americana — Американский красноголовый нырок
Сев. Америка. Семисимпатрия. Случайная Гб. Jonsgard, 1960.

× Aythya collaris — Ошейниковый нырок
Сев. Америка. Симпатрия. Случайная Гб. Известно 4 Г. У самки, добытой на зимовке, гонады внешне развиты нормально. Anderson, Timken. 1969.

× Aythya valisineria — Североамериканский нырок
Сев. Америка. Симпатрия. Случайная Гб. Johnsgard, 1960.

Aythya americana — Американский красноголовый нырок × Aix sponsa; Anas acuta; Aythya affinis;

× Aythya collaris — Ошейниковый нырок
Сев. Америка. Семисимпатрия. Случайная Гб. Cockrum, 1952.

× Aythya marila — Морская чернеть
Голарктика. Семисимпатрия (С. Сев. Америки). Случайная Гб. Johnsgard, 1960.

× Aythya valisineria — Североамериканский нырок
Сев. Америка. Симпатрия. Случайная Гб. Известно несколько Г (все самцы). В некоторых случаях они фертильны. Наблюдали попытки формирования смешанных пар. Демонстративное поведение самцов обоих видов чрезвычайно сходно. A. americana — постоянный гнездовой паразит A. valisineria. Гнезда A. valisineria с яйцами A. americana составляют 54—86 % от общего числа гнезд. Выдвинута гипотеза о существовании у птенцов A. americana механизма, препятствующего переадресованному импринтингу на приемных родителей. Г F_1 фертильны. Timken, 1967; Weller, 1967; Mattson, Evans, 1974; Sugden, 1980; Haramis, 1982; Bouffard, 1983.

Aythya collaris — Ошейниковый нырок × A. affinis; A. americana;
× Aythya fuligula — Хохлатая чернеть
Голарктика. Аллопатрия. Случайная Гб (?). Для A. collaris известны неоднократные залеты за пределы своего ареала (Сев. Америка) в Европу. В Швейцарии наблюдали смешанную пару (самец A. collaris, самка A. fuligula), образовавшуюся, вероятно, в период зимовок или пролета. Maire, 1979.

× Aythya marila — Морская чернеть
Голарктика. Семисимпатрия (Сев. Америка). Случайная Гб. Возможно появление Г в результате залетов A. collaris в Европу. Colin, 1982; De Rouk et al., 1982.

Aythya ferina — Красноголовый нырок × Anas acuta; A. platyrhynchos; Aythya affinis;
× Aythya fuligula — Хохлатая чернеть
Евразия. Симпатрия. Случайная (регулярная) Гб. Г не представляют редкости. Большинство из них самцы. Сведений о гибридных самках меньше, поскольку они с трудом могут быть отличимы от самок родительских форм. Некоторые Г-самцы очень сходны с американским нырком A. affinis. В эксперименте такие Г получены от скрещивания самок A. ferina с самцами A. fuligula. В ряде случаев доказана фертильность Г. Bezzel, 1960, 1963; Sage, 1961; Gillham et al., 1966; Geroudet, 1966; Anderson, 1967; Stahl, 1981.

× Aythya marila — Морская чернеть
Голарктика. Семисимпатрия (Европа). Случайная Гб. Упоминаются Г в природе. Gray, 1958.

× Aythya nyroca — Белоглазый нырок
Евразия. Симпатрия. Случайная Гб. Г добывались по всей зоне симпатрии. Некоторые гибридные самцы очень сходны с восточноазиатским нырком Бэра A. baeri. Из природы данные в основном о гибридных самцах (трудность идентификации гибридных самок). Г F_1 фертильны. Поляков, 1909; Зарудный, 1914a; Bell, 1963; Gillham et al., 1966; Geroudet, 1966; Brush, 1981.

× Bucephala clangula — Гоголь
Голарктика. Симпатрия. Случайная Гб. Упоминаются Г в природе. Gray, 1958.

× Netta rufina — Красноносый нырок
Евразия, Симпатрия. Случайная Гб. Красноносый нырок N. rufina — регулярный гнездовой паразит красноголового нырка A. ferina. Несмотря на это, Г редки, возможно, из-за существенных различий в брачном по-

ведении видов (у N. rufina обнаружено ритуальное кормление самцом самки, не описанное у других уток). В экспериментальных скрещиваниях Г с внешне нормальными гонадами и зрелыми спермиями оказываются «стерильны» (хотя есть указания на фертильность Г). Jauch, 1952; Gray, 1958; Platz, 1964; Wattel, Harrison, 1968, Kurz, 1985.

Aythya fuligula — Хохлатая чернеть × Anas querquedula; Anas platyrhynchos; Aythya collaris; A. ferina;

× Aythya marila — Морская чернеть

Голарктика. Семисимпатрия (С. Евразии). Ограниченная регулярная Гб. В Европе отмечались неоднократно. В Исландии на оз. Мивант при сходной численности обоих видов (3800 и 5800 пар соответственно) за 7 лет наблюдали 16 смешанных пар. В большинстве случаев (87.5 %) пары состояли из самцов A. fuligula и самок A. marila. У первого вида соотношение полов в большей степени сдвинуто в пользу самцов. Среди естественных Г преобладают самцы, но добывали также и самок. Voous, 1955; Gray, 1958; Bengtson, 1968; Bruun, 1968.

× Aythya nyroca — Белоглазый нырок

Евразия. Семисимпатрия. Случайная Гб. Известно несколько Г (среди них 1 самка). В эксперименте Г легко скрещиваются inter se и с родительскими видами. Gray, 1958; Schwarz, 1961; Sage, 1962; Geroudet, 1966; Gillham et al., 1966.

Aythya marila — Морская чернеть × A. ferina; A. fuligula;

× Aythya nyroca — Белоглазый нырок

Евразия. Аллопатрия — семисимпатрия. Случайная Гб. Возможен спорадический контакт видов в период гнездования. Упоминаются Г в природе. Gray, 1958.

× Bucephala clangula — Гоголь

Голарктика. Семисимпатрия. Случайная Гб. Упоминаются Г в природе. Gray, 1958.

Aythya nyroca — Белоглазый нырок × A. ferina; A. fuligula; A. marila

Aythya valisineria × Anas platyrhynchos; Aythya americana.

Bucephala albeola — Гоголь-головастик

× Mergus cucullatus — Американский крохаль

Сев. Америка. Семисимпатрия. Случайная Гб. Известен Г из США (шт. Иллинойс). Marcisz, 1981.

Bucephala clangula — Гоголь × Aythya ferina; A. marila;

× Bucephala islandica — Исландский гоголь

Сев. Атлантика, Сев. Америка. Семисимпатрия — парапатрия. Случайная Гб. Известно 5 гибридных самцов и 2 самки (Исландия, Канада). Предполагается возможность более широкой Гб в зоне парапатрии на С. Британской Колумбии (Канада). Для B. clangula описан регулярный гнездовой паразитизм. Gray, 1958; Jackson, 1959; Bengtson, 1972; Fjeldsa, 1973; Gochfeld, Tudor, 1979.

× Melanitta fusca — Черный турпан

Евразия. Семисимпатрия. Случайная Гб. Упоминаются предположительные Г из природы. Gray, 1958.

× Mergus albellus — Луток

Евразия. Симпатрия. Случайная Гб. Один Г, внешне сходный с самцом, оказался гермафродитом. Gray, 1958; Залесский, 1925.

× Mergus cucullatus — Американский крохаль
Сев. Америка. Симпатрия. Случайная Гб. Известно несколько Г. Описан реципрокный гнездовой паразитизм. Cockrum, 1952; Erickson, 1952; Gray, 1958; Scheider, 1966; Bouvier, 1974.

× Mergus merganser — Большой крохаль
Голарктика. Симпатрия. Случайная Г. Наблюдали Г (самца) в природе. Gray, 1958.

× Mergus serrator — Средний крохаль
Голарктика. Симпатрия. Случайная Гб. Дементьев, 1940.

Bucephala sp. — Гоголь
× Mergus sp. — Крохаль
Г самца многократно наблюдали с близкого расстояния (фотографии) на Северо-Фризских о-вах (Северное море) зимой 1980/81 г. Bruns, 1981.

Bucephala islandica × B. clangula
Melanitta fusca — Черный турпан × Bucephala clangula;
× Somateria mollissima — Гага
Евразия. Семисимпатрия. Случайная Гб. В Исландии (за пределами ареала M. fusca) наблюдали самца этого вида в паре с самкой гаги у гнезда с тремя яйцами. Дальнейшая судьба кладки неизвестна. Gray, 1958.

Mergus albellus × Bucephala clangula
Mergus cucullatus — Американский крохаль × Aix sponsa; Bucephala albeola; B. clangula;
× Mergus serrator — Средний крохаль
Голарктика. Семисимпатрия (Сев. Америка). Случайная Гб. Наблюдали Г самца в стае M. serrator. Erickson, 1952.

Mergus merganser — Большой крохаль × Bucephala clangula;
× Mergus serrator — Средний крохаль
Голарктика. Семисимпатрия. Случайная Гб. Blaser, 1978.

Mergus serrator × Bucephala clangula; Mergus cucullatus; M. merganser
Mergus sp. × Bucephala sp.
Mergus sp. (M. merganser?) — Крохаль (большой?)
× Somateria mollissima — Гага
Г (самец?) добыт в Финляндии. Он держался в скоплении гаг и избегал общества крохалей. Tenovuo, Tenovuo, 1983.

Netta erythrophthalma × Anas undulata
Netta rufina × Anas platyrhynchos; Aythya ferina;
Oxyura ferruginea — Ржавчатая савка *
× Oxyura jamaicensis — Рыжая савка
Новый свет. Парапатрия — семисимпатрия (Колумбия). Ограниченная Гб. Mayr, Short, 1970.

Oxyura jamaicensis × O. ferruginea
Somateria mollissima — Гага × Anas acuta; A. platyrhynchos; Melanitta fusca; Mergus sp.;
× Somateria spectabilis — Гага-гребенушка
Голарктика. Семисимпатрия. Случайная Гб. В Исландии (за пределами ареала S. spectabilis) наблюдали смешанные пары и гибридного самца. Брачное поведение этих видов существенно различается. Johnsgard, 1964; Pettingill, 1959, 1962; Palmer, 1977.

Somateria spectabilis × S. mollissima

Tachyeres «patachonicus» — Утка-пароход

Южн. Америка. Парапатрия (?) между членами надвида. Широкая Гб. Надвид T. patachonicus включает в себя 3 «вида-двойника» (T. patachonicus s. str., T. andinus, T. chilensis). Популяции южн. Аргентины и о. Огненная Земля высоко изменчивы фенотипически и генетически, являясь продуктом Гб этих форм. Liverzey, 1986.

Tadorna tadorna × Anas falcata

ОТРЯД FALCONIFORMES — СОКОЛООБРАЗНЫЕ

ПОДОТРЯД CATHARTAE — АМЕРИКАНСКИЕ ГРИФЫ

СЕМ. CATHARTIDAE — АМЕРИКАНСКИЕ ГРИФЫ

Cathartes aura — Гриф-индейка

× Coragyps atratus — Американский стервятник

Неогея. Широкая симпатрия. Случайная Гб (?). Предположительный Г из США. Gray, 1958.

Coragyps atratus × Cathartes aura

ПОДОТРЯД FALCONES — СОКОЛИНЫЕ

СЕМ. ACCIPITRIDAE — ЯСТРЕБИНЫЕ

Accipiter badius — Тювик

× Accipiter brevipes — Европейский тювик

Старый Свет. Парапатрия — семисимпатрия (С. и З. Ирана). Случайная Гб. 2 предположительных Г из Туркмении. Дементьев, 1952; Степанян, 1983.

Accipiter brevipes — Европейский тювик × A. badius

× Accipiter nisus — Перепелятник

Евразия. Семисимпатрия (ю.-в. Европа, Передняя Азия). Случайная Гб (?). Gray, 1958.

Accipiter cooperi — Ястреб Купера

× Accipiter gentilis — Тетеревятник

Сев. Америка. Семисимпатрия. Случайная Гб (?). Упоминается один предположительный Г. Gray, 1958.

Accipiter fasciatus — Бурый ястреб

× Accipiter novaehollandiae — Серый ястреб

Австралия, Тасмания. Семисимпатрия. Ограниченная Гб. Виды хорошо различаются по общим размерам, пропорциям и окраске. A. novaehollandiae полиморфен (белая и серая морфы). A. fasciatus мономорфен (похож на мелких палеарктических ястребов). Наблюдали 3 смешанные пары (самцы обеих морф A. novaehollandiae, самки — A. fasciatus). В одном случае при самце первого вида было 2 самки второго. Описано регулярное размножение смешанной пары в течение 7 лет. Самка Г жила в неволе 3 года. Предполагается, что полиморфизм у A. novaehollandiae обусловлен интрогрессией генов A. fasciatus. Cupper, 1976; Olsen, Olsen, 1985.

Accipiter gentilis × A. cooperi
Accipiter nisus × A. brevipes
Accipiter novaehollandiae × A. fasciatus
Accipiter tachiro — Африканский ястреб
× Accipiter toussenelii — Красногрудый ястреб
Африка. Парапатрия. Случайная Гб (?). Описаны 2 зоны контакта в Заире. Известен один предположительный Г. Prigogine, 1984, 1985.

Accipiter toussenelii × A. tachiro
Aquila clanga — Большой подорлик
×Aquila pomarina — Малый подорлик
Евразия. Семисимпатрия (З. Европейской части СССР, крайний В. Польши). Регулярная Гб. Значительная часть экземпляров из зап. районов Украины (до 50 % в коллекциях Львовского музея) не могут быть надежно определены до вида. Жежерін, 1969.

Aquila pomarina×A. clanga
Buteo buteo — Канюк
× Buteo jamaicensis — Краснохвостый канюк
Голарктика. Аллопатрия. Одичавшая ловчая птица (неполовозрелая самка американского B. jamaicensis) спустя год размножалась в Шотландии в паре с самцом местного B. buteo. Гнездо с 4 яйцами было разорено на стадии вылупления птенцов. Murray, 1970.

× Pernis apivorus — Осоед
Палеарктика. Симпатрия. Случайная Гб (?). Сомнительный случай Гб. Gray, 1958.

Buteo jamaicensis × B. buteo
Melierax canorus — см. Melierax poliopterus
Melierax metabates — Темный певчий ястреб
× Melierax poliopterus — Светлый певчий ястреб
Африка. Семисимпатрия. Случайная Гб. «Алловиды». Симпатричны в вост. Экваториальной Африке. Prigogine, 1984.

Melierax poliopterus × M. metabates
Milvus migrans — Черный коршун
× Milvus milvus — Красный коршун
Старый свет. Семисимпатрия. Случайная Гб. Симпатричны в Европе, Передней Азии и сев. Африке. Смешанная пара в ГДР вывела 3 молодых. Самка Г. из потомства этой пары неоднократно пыталась гнездиться (в неволе) с самцом M. milvus. По-видимому, эта самка была фертильной (прожила 6 лет). В Швеции смешанная пара вывела 2 молодых, благополучно покинувших гнездо. Wobus, Creutz, 1970; Sylvén, 1977.

Milvus milvus × M. migrans
Pernis apivorus — Осоед × Buteo buteo;
× Pernis ptilorhyncus — Хохлатый осоед
Евразия. Парапатрия — (семи-)симпатрия. Ограниченная Гб. Описаны экземпляры, промежуточные по размерам и окраске, из зоны совместного обитания на Ю.-В. Зап. Сибири и в Средней Сибири. Степанян, 1983 (обзор литературы).

Pernis ptilorhyncus × P. apivorus

СЕМ. FALCONIDAE — СОКОЛИНЫЕ

Falco biarmicus — Средиземноморский сокол
× Falco peregrinus — Сапсан

Старый и Новый Свет (F. peregrinus — космополит). Семисимпатрия (Евразия, Африка). Случайная Гб. Предполагаемый случай Гб в зоне симпатрии F. b. feldeggii и F. peregrinus в Средиземноморье. Gray, 1958.

Falco columbarius — Дербник
× Falco tinnunculus — Обыкновенная пустельга

Евразия. Симпатрия. Случайная Гб (?). Упоминания о предполагаемых Г из природы. Gray, 1958.

Falco mexicanus — Прерийный сокол
× Falco peregrinus — Сапсан

Старый и Новый Свет. Семисимпатрия (Сев. Америка). Родившийся в неволе ловчий сапсан (самец) в возрасте 5 лет, будучи выпущен, гнездился в провинции Саскачеван (Канада) в паре с самкой прерийного сокола. Из 5 яиц вылупилось 2 птенца. Oliphant, 1985.

Falco naumanni — Степная пустельга
× Falco tinnunculus — Обыкновенная пустельга

Старый Свет. Симпатрия (Ю. Европы, Средиземноморье, ю.-з. Азия). Случайная Гб. Упоминаются Г из смешанных колоний в Казахстане (Наурзум). Экземпляры в Зоомузее МГУ. Дементьев, 1951.

Falco pelegrinoides — Рыжеголовый сокол (Шахин) *
× Falco peregrinus — Сапсан

Евразия, Африка. Парапатрия — семисимпатрия. Случайная Гб. Смешанная пара (самец F. peregrinus peregrinator, самка F. pelegrinoides babylonicus) у гнезда с 2 птенцами в с.-з. Гималаях. В ю.-з. Туркмении (хр. Кюрендаг в зап. отрогах Копетдага) наблюдали пары: самец Г × × самка сапсан F. p. brookei (птенцы месячного возраста) и самец шахин (или Г) × самка Г, уклоняющийся в сторону сапсана (3 птенца в возрасте 2—3 недели. Dodsworth, 1913 (цит. по: Степанян, 1983); Мищенко, Прокопенко, 1988.

Falco peregrinus × F. biarmicus; F. mexicanus; F. pelegrinoides
Falco tinnunculus × F. columbarius; F. naumanni

ОТРЯД GALLIFORMES — КУРООБРАЗНЫЕ

ПОДОТРЯД GALLI — КУРИНЫЕ

СЕМ. MEGAPODIIDAE — СОРНЫЕ КУРЫ

Megapodius affinis — Большеног-близнец *
× Megapodius eremita — Большеног-отшельник *

Ю.-в. Азия, Нотогея. Парапатрия — семисимпатрия. Интрогрессивная Гб. На о. Дампьера (о. Новая Гвинея) гибридная популяция, фенотипически сходная с M. freycinet из Австралии. Майр, 1974; Meise, 1975.

Megapodius eremita × M. affinis

СЕМ. TETRAONIDAE — ТЕТЕРЕВИНЫЕ[2]

Bonasa bonasia — см. Tetrastes bonasia
Bonasa umbellus — Воротничковый рябчик
× Canachites canadensis — Канадская дикуша
Сев. Америка. Симпатрия. Случайная Гб. Известен Г из Канады. Tufts, 1975.

Canachites canadensis — Канадская дикуша × Bonasa umbellus;
× Canachites franklinii — Горная дикуша *
Сев. Америка. Парапатрия — семисимпатрия. Редкая регулярная Гб. Г сравнительно обычны в зоне контакта на Ю.-З. Канады. Потапов, 1985.

× Lagopus lagopus — Белая куропатка
Сев. Америка. Семисимпатрия. Случайная Гб. Известны 3 Г (все самцы) из сев. Канады. Taverner 1932 (цит. по: Gray, 1958); Lumsden, 1969.

Canachites franklinii — Горная дикуша × C. canadensis;
× Dendragapus obscurus — Голубой тетерев
Сев. Америка. Семисимпатрия. Случайная Гб. Г самец добыт в шт. Айдахо (у южн. границы ареала C. franklinii) (C. franklinii × D. o. richardsonii). Jollie, 1955.

Centrocercus urophasianus — Полынный тетерев
× Pediocetes phasianellus — Острохвостый тетерев
Сев. Америка. Семисимпатрия. Случайная Гб. Известны 3 Г из зоны симпатрии (В. и центр. р-ны США). Eng, 1871; Williams, 1979.
Dendragapus fuliginosus — Дымчатый тетерев × Canachites franklinii
× Dendragapus obscurus — Голубой тетерев
Сев. Америка. Парапатрия. «Спорадическая» Гб в зоне контакта на крайнем В. Канады. Потапов, 1985.

× Phasianus colchicus — Фазан
Сев. Америка. Семисимпатрия. Случайная Гб. Gray, 1958.

Dendragapus obscurus — Голубой тетерев × Canachites canadensis; Dendragapus fuliginosus *
× Pediocetes phasianellus — Острохвостый тетерев
Сев. Америка. Парапатрия. Случайная Гб. Г самец добыт на стыке ареалов D. o. richardsonii и P. phasianellus в вост. Канаде. Brooks, 1907 (цит. по: Gray, 1958); Потапов, 1985.

× Phasianus colchicus — Фазан
Сев. Америка. Семисимпатрия. Случайная Гб. Фазан — интродуцированный вид, широко расселившийся в южн. Канаде и в США. Известно 6 Г (главным образом самцы). Cockrum, 1952; Hudson, 1955; Gray, 1958; Blackburn, Gray, 1977.

Falcipennis canadensis — см. Canachites canadensis
Falcipennis franklinii — см. Canachites franklinii
Lagopus lagopus — Белая куропатка × Canachites canadensis;
× Lagopus mutus — Тундряная куропатка
Голарктика. Симпатрия. Случайная Гб. Потапов, 1976.

---
[2] См.: Johnsgard, 1982, 1983a.

× Lyrurus tetrix — Тетерев
Голарктика. Семисимпатрия (Евразия). Случайная Гб. Г неоднократно добывались в сев. Европе. В Финляндии за 20 лет зарегистрировано 4 экз. Г. В Дарвиновском музее имеется 11 самцов и 1 самка. Из них почти все (кроме 3 самцов) — особи первогодки. У самцов гонады бывают хорошо развиты. У самок обычно присутствует один (плохо развитый) левый яичник. Некогда Г были известны под названием «Tetrastes lagopoides». Бихнер, 1884; Gray, 1958; Haldas, 1977; Pulliainen, 1982; Костина, Тарханова, 1985.

× Tetrao urogallus — Глухарь
Евразия. Симпатрия. Случайная Гб. За 20 лет в Финляндии добыто 2 экземпляра. Pulliainen, 1982.

× Tetrastes bonasia — Рябчик
Евразия. Симпатрия. Случайная Гб. Описаны предполагаемые Г из Скандинавии. Gray, 1958.

Lagopus lagopus scoticus — см. Lagopus scoticus
Lagopus leucurus — Белохвостая куропатка
× Pediocetes phasianellus — Острохвостый тетерев
Сев. Америка. Парапатрия — (семи-) симпатрия. Случайная Гб. Потапов, 1976.

Lagopus mutus — Тундряная куропатка × Lagopus lagopus;
× Lagopus scoticus — Шотландский граус
Голарктика. Семисимпатрия (Британские о-ва). Случайная Гб (?). Gray, 1958; Потапов, 1976.

× Lyrurus tetrix — Тетерев
Евразия. Семисимпатрия. Случайная Гб. Collet, 1906 (цит. по: Gray, 1958).

× Tetrastes bonasia — Рябчик
Евразия. Семисимпатрия. Случайная Гб (?). Gray, 1958.

Lagopus scoticus — Шотландский граус × Lagopus mutus;
× Lyrurus tetrix — Тетерев
Евразия. Семисимпатрия (Британские о-ва). Случайная Гб. Немногочисленные Г обоих полов. Gray, 1958.

Lagopus sp. — Куропатка
× Lyrurus tetrix — Тетерев
В Норвегии с 1795 по 1920 г. описано около 50 Г. Haldas, 1974.

Lyrurus tetrix — Тетерев × Lagopus lagopus; Lagopus mutus; Lagopus scoticus; Lagopus sp;
× Phasianus colchicus — Фазан
Евразия. Семисимпатрия. Случайная Гб. Г, полученные из природы, редки (зап. Европа). Gray, 1958; Reichholf, 1982.

(× Tetrao urogalloides — Каменный глухарь)
Евразия. Семисимпатрия (Вост. Сибирь). Семисимпатрия. Упоминается (вероятно, ошибочно) 1 Г. Потапов, 1985.

× Tetrao urogallus — Глухарь
Евразия. Симпатрия. Редкая регулярная Гб. По оценкам Э. Майра (1947), к началу 1940-х гг. поступили сведения более чем о 200 Г («межняках»). Только в Дарвиновском музее (Москва) имеется 36 самцов и 30 самок

(все они, за исключением 8 самцов, имеют возраст менее 1 года). В Финляндии за 20 лет добыто 6 Г. В Ленинградской области с 1957 по 1978 г. наблюдали 4 особей. Предполагается, что в Гб участвуют и самцы, и самки обоих видов. Межняки встречались на тетеревиных токах. В их вокализации присутствуют видоизмененные сигналы из лексикона тетерева и глухаря. Самки при возвратных скрещиваниях откладывают яйца, но потомство не зарегистрировано. Бихнер, 1882; Лоренц, 1891; Seibt, 1978; Puliainen, 1982; Мальчевский, Пукинский, 1983; Костина, Тарханова, 1985; Потапов, 1985; Раутиан, Раутиан, 1985.

× Tetrastes bonasia — Рябчик

Евразия. Симпатрия. Случайная Гб. Г очень редки. В ЗИН АН СССР имеются 2 Г из одного выводка. В коллекциях Дарвиновского музея хранятся экземпляры 2 самцов и самки. Pleske, 1887; Костина, Тарханова, 1985; Потапов, 1985.

Pediocetes phasianellus — Острохвостый тетерев × Centrocercus urophasianus; Dendragapus obscurus; Lagopus leucurus;

× Tympanuchus cupido — Большой степной тетерев

Сев. Америка. Семисимпатрия. Регулярная Гб. Изменение ландшафтов под воздействием человека привело в 1930-х гг. нашего века к значительному расширению области совместного обитания этих видов (проникновение «степного» T. cupido в ареал «лесостепного» P. phasianellus в центр. р-нах США и южн. Канады). Позже, в условиях усиления антропогенного пресса ареал T. cupido резко сократился, так же как и зона симпатрии. В местах совместного обитания (например, в штатах Миннесота и Северная Дакота) обычны смешанные тока. Г составляют в этих р-нах 1—3 % смешанной популяции. Г F_1 и F_2 фертильны, самки участвуют в возвратных скрещиваниях. Брачное поведение самцов имеет хорошо выраженные межвидовые различия как в моторных, так и в акустических составляющих. Поведение Г промежуточного характера. Evans, 1966; Johnsgard, Wood, 1968; Svedarsky, Kalahar, 1980; Sparling, 1981a, б; 1983; Потапов, 1985.

Tetrao parvirostris — см. Tetrao urogalloides

Tetrao urogalloides × Lyrurus tetrix;

× Tetrao urogallus — Глухарь

Евразия. Семисимпатрия. Широкая Гб. Зона перекрывания ареалов занимает вост. часть бассейна Енисея, верховья Лены, Забайкалье и часть сев. Монголии. Родительские виды различаются по общим размерам (масса T. urogalloides составляет около 65 % массы T. urogallus), по окраске оперения и клюва, по манере токования самцов и особенностям вокализации. Различны также предпочитаемые видами местообитания. Самцы, как правило, формируют одновидовые тока. Расселяющиеся самки не избегают посещать тока другого вида. Доля таких самок на токах и соответственно доля Г («темносерые глухари») увеличивается по мере передвижения в ареале одного вида в сторону ареала другого. Максимален процент «темносерых» самцов и самок в центр. участках зоны симпатрии. Здесь могут быть найдены тока, сформированные преимущественно или исключительно гибридными самцами. Гибридные самки избегают спариваться с самцами родительских форм и выбирают в качестве половых партнеров гибридных самцов. Г обоих полов фертильны при возвратных скрещиваниях и в скрещиваниях inter se. Г промежуточны по морфологическим признакам и обладают своеобразной вокализацией, несколько сходной с вокализацией T. urogalloides. Есть указания на

прогрессирующий характер Гб. Кирпичев, 1958, 1961, 1974, 1980; Потапов, 1985.

Tetrao urogallus — Глухарь × Lagopus lagopus; Lyrurus tetrix; Tetrao urogalloides;
× Phasianus colchicus — Фазан
Евразия. Семисимпатрия. Случайная Гб. Известно 7 Г (все самцы,в основном неполовозрелые), 2 принадлежали, вероятно, к одному выводку. Г известны только из пределов Шотландии. Boag et al., 1971.

Tetrastes bonasia — Рябчик × Lagopus lagopus; Lagopus mutus; Lyrurus tetrix

Tympanuchus cupido — Большой луговой тетерев × Pediocetes phasianellus;
× Phasianus colchicus — Фазан
Сев. Америка. Симпатрия. Случайная Гб. Единственный Г добыт из стаи фазанов. Lincoln, 1950; Потапов, 1985.

Tympanuchus phasianellus — см. Pediocetes phasianellus

СЕМ. PHASIANIDAE — ФАЗАНОВЫЕ

Alectoris barbara — Берберская каменная куропатка
× Alectoris graeca — Каменная куропатка
Средиземноморье. Алло-парапатрия. Случайная Гб. Известен один Г из Алжира. Gray, 1958.

Alectoris chukar — Кеклик
× Alectoris graeca — Каменная куропатка
Евразия. Парапатрия. Широкая Гб. Зона Гб длиной 80 км и шириной 5—10 км в вост. части Родопских гор (Болгария); A. c. kleini (или cypriotes?) × A. g. graeca. Г обычны и к В. от зоны Гб. Бессистемные интродукции кеклика в Зап. Европу создают угрозу чистоте второго вида. Межвидовые различия затрагивают окраску, форму клюва и вокализацию. Watson, 1962; Petrov et al., 1969; Dragoev, 1974; Cramp, Simmons, 1980b; Goodwin, 1986.

× Alectoris rufa — Красная каменная куропатка
Евразия. Аллопатрия. Интрогрессивная Гб после многочисленных интродукций кеклика в ареал второго вида. В Великобритании Г преобладают над родительскими формами в отношении 4 : 1. Г скрещиваются с родительскими видами и inter se. Спасение A. rufa, если вообще возможно, требует неотложных мер. Cramp, Simmons, 1980b; Goodwin, 1986.

Alectoris graeca — Каменная куропатка × A. barbara; A. chukar;
× Alectoris rufa — Красная каменная куропатка
Европа. Семисимпатрия. Регулярная Гб. В зоне перекрывания ареалов в ю.-в. Альпах доля Г в смешанной популяции колеблется от 60—80 % в предгорьях (1000—1400 м н. у. м.) до 7—12 % в горах (1800—2400 м). Spano, 1978—79; Bernard—Laurent, 1984.

Alectoris rufa × A. chukar; A. graeca

Callipepla squamata — Чешуйчатый перепел
× Colinus virginianus — Виргинский перепел
Сев. и Центр. Америка. Семисимпатрия. Случайная Гб. Известно 4 Г. Гибридные самки откладывают яйца, но потомства при скрещивании Г inter se или с C. virginianus пока не получено. Cockrum, 1952; Sutton, 1963; Johnsgard, 1970.

× Lophortyx californica — Калифорнийский перепел

Сев. Америка. Аллопатрия. Случайная Гб после интродукции. Обнаружено 2 Г после интродукции C. squamata в ареал L. californica. Johnsgard, 1970.

× Lophortyx gambelii — Перепел Гембела

Сев. Америка. Семисимпатрия. Случайная Гб. Известно 5 Г, в том числе предположительный потомок баккроса F_1 × L. gambelii. Гибридные самки откладывают яйца, не способные к законченному развитию. Cockrum, 1952; Gray, 1958; Hubbard, 1966; Johnsgard, 1970.

Chrysolophus amherstiae — Алмазный фазан

× Chrysolophus pictus — Золотой фазан

Южн. Китай. Парапатрия. Случайная Гб. Известен 1 Г. Deng Qi-nsiang, 1974.

Chrysolophus pictus × C. amherstiae

Colinus virginianus — Виргинский перепел × Callipepla squamata;

× Lophortyx californica

Сев. Америка. Парапатрия. Случайная Гб. Из области краевого перекрывания ареалов (р-н Скалистых гор) известно 3 Г. Cockrum, 1952; Johnsqard, 1970.

Crossoptilon auritum — Белоухий фазан

× Crossoptilon crossoptilon — Синеухий фазан

Ю.-в. Азия. Парапатрия. Ограниченная Гб. Известны Г из области контакта в южн. Китае (Юньнань, Сычуань). Johnsgard, 1986.

Crossoptilon crossoptilon × C. auritum

Francolinus afer — Красношейная шпорцевая курица

× Francolinus swainsonii — Шпорцевая курица Свейнсона

Ю.-в. Африка. Семисимпатрия. Ограниченная Гб. В Зимбабве родительские виды тяготеют к разным местообитаниям. К 1960-м годам было известно 3 Г и несколько особей F. afer, уклоняющихся в сторону A. swainsonii. Hall, 1963; Irwin, 1971.

Francolinus clappertoni — Франколин Клеппертона

× Francolinus icterorhynchus — Франколин Хёглина

Африка. Семисимпатрия. Аберрантные экземпляры в ареалах родительских форм («tchadensis», «ugandensis») могут указывать на Гб в прошлом. Hall, 1963.

Francolinus francolinus — Турач

× Francolinus pictus — Расписной турач

Южн. Азия. Семисимпатрия. Случайная Гб. Из зоны контакта в с.-з. Индостане известно 4 Г. Hall, 1963.

Francolinus hildebrandtii — Франколин Хильдебрандта

× Francolinus natalensis — Натальский франколин

Ю.-в. Африка. Семисимпатрия. Случайная Гб. «Спорадически скрещиваются» в области контакта в Замбии. Hall, 1963.

Francolinus icterorhynchus × F. clappertoni

Francolinus natalensis × F. hildebrandtii

Francolinus pictus × F. francolinus

Francolinus swainsonii × F. afer

Gallus gallus — Красная джунглевая курица

× Gallus sonnerati — Серая джунглевая курица

Южн. Азия. Парапатрия. Ограниченная (случайная?) Гб. В зоне контакта на Ю.-З. Индии (низовья р. Годавари и р-ны к С. от нее) G. sonnerati изредка гибридизирует с одомашненными G. gallus. Приспособленность Г понижена. Johnsgard, 1986.

Gallus sonnerati × G. gallus
Gennaeus horsfieldii — см. Lophura leucomelana
Gennaeus nycthemerus — см. Lophura nycthemera
Lophortyx californica — Калифорнийский перепел × Callipepla squamata; Colinus virginianus;
× Lophortyx gambelii — Перепел Гембеля

Сев. Америка. Семисимпатрия. Случайная Гб. Из зоны перекрывающихся ареалов известны Г обоих полов. Cockrum, 1952.

× Oreopterix picta — Горный перепел

Сев. Америка. Симпатрия. Случайная Гб. Описаны 2 Г самца. Gray, 1958.

Lophortyx douglasii — Элегантный перепел
× Lophortyx gambelii — Перепел Гембеля

Сев. Америка. Семисимпатрия. Случайная Гб. Г описан как «Callipepla leucoproson». Wolters, 1982.

Lophortyx gambelii × Callipepla squamata; Lophortyx californica; L. douglasii
Lophura leucomelana — Кали
× Lophura nycthemera — Серебряный фазан

Ю.-в. Азия. Парапатрия — семисимпатрия. Широкая Гб. Гибридные популяции в с.-з. Таиланде и ю.-в. Бирме. Имеется около 30 названий для разных гибридных фенотипов. Meise, 1975; Johnsgard, 1986.

Lophura nycthemera × L. leucomelana
Oreopteryx picta × Lophortyx californica
Phasianus colchicus × Dendragapus fuliginosus; D. obscurus; Lyrurus tetrix; Tetrao urogallus; Tympanuchus cupido
Tragopan blythii — Трагопан Блита
× Tragopan temminckii — Трагопан Темминка

Центр. Азия, Тибет. Семисимпатрия. Случайная Гб. Известен 1 Г из Юньнани. Gray, 1958.

Tragopan temminckii × T. blythii

ОТРЯД GRUIFORMES — ЖУРАВЛЕОБРАЗНЫЕ

ПОДОТРЯД GRUES — ЖУРАВЛИНЫЕ

НАДСЕМ. GRUOIDEA — ЖУРАВЛИНЫЕ

СЕМ. GRUIDAE — ЖУРАВЛИНЫЕ[3]

Anthropoides paradisea — Голубой журавль
× Bugeranas carunculata — Бородатый журавль

Африка. Симпатрия. Случайная Гб. В Натале, в типичных местообитаниях A. paradisea, в 1983—1985 гг. наблюдали смешанную пару (самка — голубой журавль?). Два успешных гнездования (1 и 2 птенца). Во время

[3] См. также упоминание о так называемом «Grus nigricollis», которого считают предположительным Г между Grus japonensis (Маньчжурский журавль) и G. vipio (даурский журавль) (Gray, 1958).

второго гнездования с семьей держался и прошлогодний потомок-Г. Johnson, 1985.

Bugeranas carunculata × Anthropoides paradisea

Grus antigone — Сарус

× Grus rubicundus — Австралийский журавль

Ю.-в. Азия, Нотогея. Семисимпатрия. Регулярная Гб. Первоначально аллопатричны. С 1964 г. началось вселение южноазиатского G. antigone в ареал G. rubicunda в Австралии. Г фертильны, что может привести к интрогрессивной Гб, угрожающей чистоте генотипа автохтонного G. rubicunda. G. antigone крупнее, что дает ему преимущество в конкуренции. Брачное поведение хорошо различается. Archibald, 1981; Johnsgard, 1983b.

Grus grus — Серый журавль

× Grus leucogeranus — Стерх

Евразия. Семисимпатрия. Случайная Гб (?). Предположительного Г наблюдали на весеннем пролете (21.V.1985) в Турции в 40× подзорную трубу. Районы совместного обитания родительских видов расположены в низовьях Оби и в бассейне Лены. Davison, 1985.

× Grus monacha — Черный журавль

Евразия. Семисимпатрия. Случайная Гб. Симпатричны в южн. Сибири, Забайкалье и на Дальнем Востоке. На совместных зимовках в Японии G. monacha многочислен, G. grus встречается в числе 1—6 особей за сезон. В период с 1970 по 1980 г. только зимой 1978/79 г. отмечены Г (о. Хонсю, 3 особи). Nishida, 1981; Нишида, 1982.

Grus leucogeranus × G. grus

Grus monacha × G. grus

Grus rubicundus × G. antigone

НАДСЕМ. RALLOIDEA — ПАСТУШКОВЫЕ

СЕМ. RALLIDAE — ПАСТУШКОВЫЕ

Fulica americana — Американская лысуха

× Fulica caribaea — Карибская лысуха

Неогея. Парапатрия — семисимпатрия (Карибский бассейн — Флорида). Случайная (?) Гб. Наблюдали смешанную пару во Флориде. Не исключено расселение F. caribaea к С. (в шт. Теннеси, Мичиган). В Мичигане самец F. caribaea в паре с самкой F. americana вырастил 3 птенцов (из кладки в 4 яйца). Payne, Masters, 1983.

× Gallinula chloropus — Камышница

Старый и Новый Свет (камышница — космополит). Семисимпатрия (Сев. Америка). Случайная Гб. Описан Г из США (шт. Луизиана). Gray, 1958.

Fulica (americana) peruviana — Перуанская лысуха

× Fulica ardesiaca — Андская лысуха

Неогея. Семисимпатрия. Широкая (ограниченная?) Гб. «Ложный полиморфизм». F. americana распространена от Канады до Аргентины, формы peruviana и ardesiaca — только в Южн. Америке. Область совместного обитания охватывает ю.-з. Колумбию, Эквадор и Перу. В большей части этого региона встречается либо одна, либо другая форма, лишь в немногих местах (оз. Хунин, Титикака и др.) обе они гнездятся совместно. Доля

смешанных пар достоверно меньше, чем ожидается при случайном скрещивании. Плодовитость 7 смешанных пар составляла 1,6 птенца, 10 «чистых» — 2,0 птенца (достоверность различий не приведена). Формы различаются пропорциями, цветом клюва и бляхи на лбу (белые у андской лысухи, желтый клюв и красная бляха — у перуанской), биотопическими предпочтениями (андская лысуха тяготеет к высокогорьям) и особенностями питания. Все это противоречит принятой точке зрения, что рассмотренные формы есть всего лишь «морфы» единого вида «F. ardesiaca». Смешанные популяции можно рассматривать как скопления Г двух форм, дивергировавших по принципу аллопатрического видообразования. Иногда форму «ardesiaca» рассматривают как подвид американской лысухи. Gill, 1964; Fjeldsa, 1982.

Fulica ardesiaca × Fulica (americana) peruviana
Fulica atra — Лысуха
× Jallinula chloropus — Камышница

Старый и Новый Свет (космополиты). Семисимпатрия. Случайная Гб. В Италии смешанная пара (самец камышницы, самка лысухи) вывела 7 птенцов, 2 из которых благополучно покинули гнездо. Г наблюдали в Бельгии на одном и том же озере с октября по май 1981 г. и с октября по март 1982 г. Описаны 2 Г из Великобритании. Foschi, 1979; Desmet, 1983; Flower, 1983; Moore, Piotrowski, 1983.

Fulica caribaea × Fulica americana
Gallinula chloropus × Fulica americana; Fulica atra
Rallus elegans — Королевский пастушок*
× Rallus longirostris — Пастушок-трещотка

Неогея. Семисимпатрия. Случайная Гб. Наблюдали смешанную пару у гнезда с 5 яйцами в шт. Делавэр (атлантическое побережье США). На 19-й день инкубации эмбрионы выглядели полноценными. Meanley, Wetherbee, 1962.

Rallus longirostris × Rallus elegans

ПОДОТРЯД OTIDES — ДРОФИНЫЕ

СЕМ. OTIDIDAE — ДРОФИНЫЕ

Eupodotis rueppellii — Дрофа Рюппелла
× Eupodotis vigorsii — Черногорлая дрофа

Африка. Парапатрия. Ограниченная Гб. Clancey, 1986

Eupodotis vigorsii × E. rueppellii

ОТРЯД CHARAGRIIFORMES — РЖАНКООБРАЗНЫЕ

ПОДОТРЯД CHARADRII — КУЛИКОВЫЕ

НАДСЕМ. JACANOIDEA — ЯКАНОВЫЕ

СЕМ. JACANIDAE — ЯКАНОВЫЕ

Jacana jacana — Бородатая якана
× Jacana spinosa — Северная якана

Центр. и Южн. Америка. Семисимпатрия. Случайная Гб. Известен предполагаемый Г из Коста-Рики. Betts, 1973.

Jacana spinosa × J. jacana

НАДСЕМ. CHARADROIDEA — КУЛИКИ

СЕМ. HAEMATOPIDAE — КУЛИКИ-СОРОКИ

Haematopus ater — Черноватый кулик-сорока
× Haematopus leucopodus — Магеллановый кулик-сорока
Южн. Америка. Семисимпатрия. Случайная Гб. Известен 1 Г из зоны симпатрии (Патагония). Jehl. 1978.

× Haematopus (ostralegus?) palliatus — Американский кулик-сорока.
Неогея. Семисимпатрия. «Умеренная Гб». Гибридизируют в зоне перекрывания ареалов (Аргентина). Jehl, 1978; Miller, Baker, 1980.

Haematopus bachmani — Черный кулик-сорока
× Haematopus (ostralegus?) palliatus
Неогея. Семисимпатрия. Широкая Гб. Гибридная зона в узкой области перекрывания ареалов в р-не Калифорнийского залива. Jehl, 1978, 1985.

Haematopus leucopodus × H. ater
Haematopus (ostralegus?) palliatus × H. ater; H. bachmani
Haematopus unicolor — Новозеландский кулик-сорока
Новая Зеландия. Широкая Гб между двумя «морфами». Гибридогенный полиморфизм. Предполагается, что черная и пегая «морфы» есть результат двух инвазий в Новую Зеландию австралийского H. longirostris. Вероятно, от первых поселенцев возникла черная форма, многочисленная по всему региону и составляющая 100 % на крайнем Ю. Новой Зеландии. Пегая форма заселяла о-ва во вторую очередь. Она многочисленна только на сев. острове, где между ней и черной формой идет широкая Гб: Г составляют 37,9 %, черные особи — 36,7 %, пегие — 25,4 %. Г не обнаруживают пониженной приспособленности. Этот случай может рассматриваться как пример гибридогенной природы полиморфизма. Baker, 1975, Baker et al., 1981.

СЕМ. CHARADRIIDAE — РЖАНКОВЫЕ

Charadrius hiaticula — Галстучник
×Charadrius semipalmatus — Перепончатопалый галстучник
Голарктика. Семисимпатрия. Ограниченная Гб. «Ложный полиморфизм». Циркумполярный ареал галстучника перекрывается с ареалом второго вида на о. Баффинова Земля и в зап. Гренландии. Гб обнаружена только на Баффиновой Земле. В вост. части этого о-ва из 97 пар 77 были конспецифичными (50 — C. semipalmatus, 27 — C. hiaticula) и 20 — смешанными. Птенцы каждого вида хорошо различаются строением лап и окраской. Промежуточные варианты отсутствуют. Все пары C. hiaticula и 40 пар C. semipalmatus имели птенцов соответствующего (видоспецифического) фенотипа; в выводках всех смешанных пар и 10 пар «semipalmatus» присутствовали птенцы обоих фенотипов в разных пропорциях. Плодовитость во всех вариантах скрещиваний одинакова. Гипотеза «полиморфизма» (2 аллеля с плейотропным действием) выглядит неубедительной. Smith, 1969.

Charadrius semipalmatus × C. hiaticula
Hoplopterus armatus — Чибис-кузнец
× Hoplopterus spinosus — Шпорцевый чибис

Вост. Средиземноморье, Африка. Семисимпатрия. Случайная Гб. Перекрывание ареалов в экваториальной Африке. Предполагаемый Г известен из Кении. Pearson, 1983.

Hoplopterus spinosus × H. armatus
Lobibyx miles — Маскированный шпорцевый чибис
× Lobibyx novaehollandiae — Австралийский шпорцевый чибис
Нотогея. Парапатрия — семисимпатрия. Регулярная Гб. Вселение L. miles из Новой Гвинеи в ареал L. novaehollandiae (Австралия) началось в 1932 г., когда зарегистрирована единственная гнездящаяся пара первого вида. Зона интерградации локализована в вост. Австралии между шт. Квинсленд и Новый Южный Уэльс. Braithwaite, Van Tets, 1975.

Lobibyx novaehollandiae × L. miles
Pluvialis apricaria — Золотистая ржанка
× Pluvialis fulva — Сибирская бурокрылая ржанка
С. Евразии, сев. Атлантика, Берингия. Семисимпатрия (С.-З. Сибири) Случайная Гб. Г добыт на пролете на о. Мальта. Ранее упоминается Г с Енисея, где C. apricarius отсутствует. Gray, 1958; Borg, 1976.

Pluvialis dominica — Бурокрылая ржанка
× Pluvialis fulva — Сибирская бурокрылая ржанка
С. Голарктики. Семисимпатрия (Аляска). Ограниченная Гб. Различаются по окраске и общим размерам. В зоне симпатрии хорошо выражена тенденция к ассортативному скрещиванию. Доля промежуточных фенотипов в смешанной популяции составляет 10—20 %. Connors, 1983.

Pluvialis fulva × P. apricaria; P. dominica
Vanellus armatus — см. Hoplopterus armatus
Vanellus spinosus — см. Hoplopterus spinosus

СЕМ. SCOLOPACIDAE — БЕКАСОВЫЕ[4]

Calidris acuminata — Острохвостый песочник
× Calidris ferruginea — Краснозобик
С. Азии. Аллопатрия. Случайная Гб (?). В качестве предполагаемого Г между этими видами был описан экземпляр, добытый в Австралии 21.III 1981 г. В 1982 г. по 2 таким экземплярам описан новый вид Calidris paramelanotos (голотип: 5.III 1977 г., залив Святого Винсента, южн. Австралия). Птицы очень сходны с C. acuminata, C. melanotos (дутыш) и C. alpina (чернозобик). С 1955 по 1985 г. в южн. и вост. Австралии отмечено свыше 20 экз. подобного типа. По личному сообщению П. С. Томковича, это могут быть также Г между C. ferruginea и C. melanotos. Lane et al., 1981; Parker, 1982; Hayman et al., 1986.

Calidris ferruginea × C. acuminata
Gallinago gallinago — Бекас
× Gallinago media — Дупель
Евразия. Семисимпатрия. Случайная Гб (?). Есть упоминания о 2 предполагаемых Г. Gray, 1958.

Gallinago media × G. gallinago

[4] В сводке A. Gray (1958) упоминаются следующие сомнительные Г: Numenius arquata × N. tenuirostris, N. phaeopus × N. tenuirostris, Philomachus pugnax × Tringa erythropus, P. pugnax × T. glareola, T. glareola × T. hypoleuca, Scolopax rusticola × Vanellus vanellus.

СЕМ. RECURVIROSTRIDAE — ШИЛОКЛЮВКОВЫЕ

Cladorhynchus leucocephalus — см. Himantopus leucocephalus
Himantopus (himantopus) leucocephalus — Пестрый ходулочник
× Himantopus novaezealandiae — Черный ходулочник
Нотогея. Семисимпатрия (Новая Зеландия). Интрогрессивная поглотительная Гб. Ситуацию рассматривают как результат 2 последовательных вселений ходулочников из Австралии в Новую Зеландию: первая — птицы типа H. novaezealandiae; вторая (с начала XIX в.) — H. leucocephalus. Гб, начавшаяся в XX в., привела к резкому сокращению численности H. novaezealandiae, сохранившегося в «чистом» виде только на о. Южный (3 % смешанной популяции). Несмотря на тенденцию к ассортативным скрещиваниям, H. novaezealandiae находится на грани исчезновения. Pierce, 1984.

Himantopus novaezealandiae × H. (h.) leucocephalus

НАДСЕМ. GLAREOLOIDEA — ТИРКУШКОВЫЕ

СЕМ. GLAREOLIDAE — ТИРКУШКОВЫЕ

Glareola nordmanni — Степная тиркушка
× Glareola pratincola — Луговая тиркушка
В. Евразии, Африка. Семисимпатрия. Случайная Гб. Известен Г из пределов СССР («Карасу»). Во Франции наблюдали гнездование смешанной пары (самец G. nordmanni × самка G. pratincola). Это первый случай размножения L. nordmanni далеко к В. от ареала этого вида (ю.-в. Европа, Казахстан). Schitkow, 1897; Waimsley, 1970.

Glareola pratincola × G. nordmanni

ПОДОТРЯД LARI — ЧАЙКОВЫЕ

СЕМ. STERCORARIIDAE — ПОМОРНИКОВЫЕ

Catharacta antarctica — Фолклендский поморник
× Catharacta chilensis — Чилийский поморник
Южн. Америка. Семисимпатрия. Регулярная (широкая?) Гб. Виды аллопатричны в южн. части Южн. Америки (к Ю. от 40° ю. ш.) и на Огенной Земле (C. antarctica занимает атлантическое побережье, C. chilensis — тихоокеанское). Зона симпатрии локализована на Фолклендских о-вах, где имеет место Гб («возможно, широкая»). Потока генов в аллопатрические популяции не обнаружено. Между этими формами больше морфологических и поведенческих различий, чем в случае Stercorarius pomarinus и S. parasiticus (средний и короткохвостый поморники). Хорошо различаются птенцы. Devillers, 1978.

Catharacta chilensis × C. antarctica
Catharacta lonnbergi — Бурый поморник
× Catharacta maccormicki — Южный полярный поморник
Антарктика и Субантарктика. Семисимпатрия. Ограниченная Гб. Ареал C. maccormicki занимает Антарктику; C. lonnbergi гнездится на о-вах Южн. Георгия, Южн. Сандвичевых, Южн. Оркнейских и Южн. Шетландских. Зона симпатрии локализована на Антарктическом п-ове. В р-не исследований соотношение в числе пар C. lonnbergi и C. maccormicki составляет примерно 1 : 10. Ежегодно наблюдают по крайней мере одну смешан-

ную пару. Г жизнеспособны и фертильны. У родительских видов обнаружены заметные различия в поведении. Пары C. lonnbergi охраняют крупные полифункциональные территории и питаются яйцами и молодняком пингвинов; у C. maccormicki охраняется гнездовая территория, птицы кормятся рыбой. Моторика долгого крика различается количественно. Вокальные сигналы «долгий крик» достоверно различаются по 4 параметрам из 7. Pietz, 1985.

Catharacta maccormicki × C. lonnbergi
Catharacta squa antarctica — см. Catharacta antarctica
Stercorarius parasiticus — Короткохвостый поморник
× Stercorarius pomarinus — Средний поморник
Голарктика. Симпатрия. Случайная Гб (?). В Нидерландах наблюдали птицу с промежуточной окраской. Colin, 1982.

Stercorarius pomarinus × S. parasiticus
Stercorarius squa maccormicki — см. Catharacta maccormicki

СЕМ. LARIDAE — ЧАЙКОВЫЕ

ПОДСЕМ. LARINAE — ЧАЙКИ[5]

Larus argentatus — Серебристая чайка
× Larus cachinnans — Хохотунья
Голарктика. Парапатрия — семисимпатрия. Случайная Гб. С 1976 г. до середины 1980-х гг. область совместного существования на зап. побережье Франции увеличилась со 120 до 250 км. Хохотунья продвигается к В. вдоль сев. побережья Европы (смешанная пара зарегистрирована уже в Нидерландах). На о. Олерон (Франция) существует смешанная колония. Описано не более 10 случаев Гб. Документировано успешное размножение смешанных пар (ФРГ, Нидерланды: 2 и 3 птенца). Родительские виды хорошо различаются особенностями демонстрации «долгий крик» (рис. 12) и вокализации в целом. Gray, 1958; Teyssedre, 1983, 1984; Marion et al., 1985; Eigenhuis, 1986; Geroudet, 1986.

× Larus (cachinnans) omissus — Финская желтоногая чайка
Голарктика. Парапатрия (С.-З. РСФСР, Эстонская ССР, южн. Финляндия). Широкая (поглотительная) Гб. Вселяясь в автохтонный ареал omissus и гибридизируя с ними, argentatus становится в указанном р-не полностью преобладающей формой. Voipio, 1981; Kilpi, Hario, 1986.

× Larus fuscus — Клуша
Евразия. Семисимпатрия (Европа). Случайная Гб. Постоянно гнездятся смешанными колониями. Единичные случаи Гб описаны для пары форм L. a. argenteus и L. f. graelsii. Г способны участвовать в размножении (возвратные скрещивания). Гб можно стимулировать перекладыванием яиц (запечатление на приемных родителей). Генетическими методами виды не диагносцируются. Изоляция поддерживается исключительно прекопуляционными (этологическими) барьерами. Случаи Гб между серебристой чайкой и формой L. f. fuscus не известны. В то же время существует точка зрения, что форма L. f. graellsii представляет собой продукт Гб L. argentatus и L. F. fuscus. Описан предположительный Г между L. a. smithsonianus и L. f. graellsii с Великих Озер (США). Gray, 1958; Hansen, 1960;

[5] Детали географического распространения видов из группы настоящих белоголовых чаек см. рис. 4.

Brown, 1967a, b; Barth, 1968; Harris, 1970; MacRoberts, 1973; Harris et al., 1978; Ryttman et al., 1981; Bergman, 1982; Toft, 1984; Gosselin et al., 1986.

× Larus hyperboreus — Бургомистр

Голарктика. Семисимпатрия. Все варианты Гб (от случайной до интрогрессивной). L. a. argenteus × L. h. hyperboreus: «Скопление Г» в Исландии. Начало проникновения L. argentatus в этот регион (ареал L. hyperboreus) датируется 1927—1928 гг. В 1964—1966 гг. в вост. Исландии L. argentatus составляла в разных колониях 3—23 %, Г — 77—97 %, L. hyperboreus отсутствовали (за исключением одной колонии на Ю.-З., где они составляли 23 %). На С.-З. Исландии L. hyperboreus в 1960-х годах еще преобладали, хотя 18—23 % особей уклонялись в сторону L. argentatus.

L. a. smithsonianus × L. h. hyperboreus: Регулярная Гб в дельте р. Маккензи (вост. Аляска). Здесь 94,9 % смешанной популяции представлены особями с фенотипом hyperboreus, 0,7 % — с фенотипом argentatus. 4,4 % — фенотипические Г. В прочих р-нах Субарктики — случайная Гб. Она может быть более выраженной в зап. Аляске (побережье Берингова моря). Cockrum, 1952; Jehl, 1965; Ingolfsson, 1970; Ferquson-Lees, 1977; Davies, 1978; Hume, 1978; Madge, 1978; Goethe, 1982; Harrison, 1983; Montgomerie, et al., 1983; Sutherland, 1983; Brauning, 1984; Spear, 1987 (см. также: Strang, 1977).

× Larus glaucescens — Серокрылая чайка

Голарктика. Парапатрия. Регулярная Гб. В заливе Кука и на о-вах Форрестер и Муир L. a. smithsonianus и L. glaucescens гнездятся смешанными колониями (хотя первая предпочитает внутренние р-ны материка, а вторая — побережья). В одной колонии 9 из 20 добытых птиц оказались Г. Гонады Г развиты, есть наседные пятна. Смешанную изолированно гнездящуюся пару наблюдали у гнезда с 3 яйцами в Британской Колумбии (вост. Канада). Williamson, Peyton, 1963; Patten, Weisbrod, 1974; Merilees, 1974; см. также: Strang, 1977.

(× L. glaucoides — Малая полярная чайка)

Голарктика. Семисимпатрия. Случайная Гб (?). Симпатричны на В. субарктической Канады. Часть Г, описанных как L. argentatus × L. hyperboreus, в действительности могут происходить от скрещиваний L. a. smithsonianus и L. glaucoides. Davies, 1978.

× Larus marinus — Большая морская чайка

Голарктика. Семисимпатрия. Случайная Гб. Симпатричны в сев. Европе, на о-вах сев. Атлантики и на В. арктической Канады. Немногочисленных Г (порядка 10) добывали и наблюдали в разных р-нах Европы, Канады и США. Gray, 1958; Rooke, 1961; Andrle, 1973; Godfrey, 1973; Foxall, 1979.

× Larus schistisagus — Тихоокеанская морская чайка

Голарктика. Парапатрия — семисимпатрия. Регулярная Гб. Ареалы L. schistisagus и L. (argentatus?) vegae перекрываются в р-не Корякского побережья Берингова моря. В этом регионе vegae гнездится внутри материка, schistisagus — по побережью. В прибрежных колониях соотношение фенотипов schistisagus : гибриды : vegae составляет 8 : 4 : 0. Кищинский, 1980.

× Larus thayeri — Чайка Тэйера

Голарктика. Парапатрия — семисимпатрия. Случайная Гб. Ареалы L. a. smithsonianus и L. thayeri перекрываются на о. Саутгемптон и на С.-В.

Баффиновой Земли (В. арктической Канады). Отсюда известно 5 промежуточных экземпляров (из них 3 самки). Manning et al., 1956 (см. также: Смит, 1983).

(Larus atricilla?) — Атлантический хохотун
× Larus cirrocephalus — Сероголовая чайка
Африка. Новый Свет. Аллопатрия. Случайная Гб (?). Смешанную пару L. cirrocephalus × (L. atricilla?) наблюдали в Африке (Сенегал). Ареал L. atricilla охватывает вост. побережье США и Карибское море. Известны залеты в Европу и в Марокко. Cramp, Simmons, 1983; Erard et al., 1984.

Larus brunnicephalus — Буроголовая чайка
× Larus ichthyaetus — Черноголовый хохотун
Средняя и Центр. Азия. Аллопатрия (возможно совместное обитание в сев. Китае). Случайная Гб (?). Предполагаемый Г добыт в Монголии. Vaurie, 1962.

Larus bulleri — Чайка Буллера
×Larus novaehollandiae — Красноклювая серебристая чайка
Южн. Пацифика. Семисимпатрия. Регулярная Гб. Широкоареальная L. novaehollandiae иногда гнездится в Новой Зеландии (о. Южный) в смешанных колониях с автохтонной L. bulleri. Наблюдали 5 смешанных пар и пару Г×L. novaehollandiae. В эксперименте Г F_1 плодовиты в обоих вариантах возвратных скрещиваний. Gurr, 1967.

Larus cachinnans — Хохотунья × L. argentatus;
× Larus fuscus — Клуша
Голарктика. Парапатрия — семисимпатрия. Случайная Гб. На С.-З. Европы контактируют L. f. graellsii и желтоногая «кантабрийская чайка» (сев. побережье Испании), L. f. graellsii / (intermedius?) и L. c. michahellis (зап. побережье Франции, Нидерланды). Наблюдали 4 смешанные пары (одна из них с 2 птенцами). Garnier, 1983; Teyssedre, 1983, 1984; Eigenhius, 1986.

Larus (cachinnans) omissus × L. argentatus
Larus canus — Сизая чайка
× Larus fuscus — Клуша
Евразия. Семисимпатрия. Случайная Гб (?). Один предположительный Г. Harrison, 1965.

Larus cirrocephalus — Сероголовая чайка × (L. atricilla?);
× Larus hartlaubi — Чайка Хэртлоба
Тропики Африки и Южн. Америки. Алло-парапатрия. Регулярная ограниченная Гб. Единичные особи L. cirrocephalus, гнездящейся на внутренних водоемах, проникают в колонии L. hartlaubi на ю.-з. побережье Африки. Наблюдали копуляции в 2 смешанных парах (самцы L. cirrocephalus), одна из которых вырастила птенца из 2 вылупившихся. Есть сведения о нескольких Г. Singlair, 1977; Cramp, Simmons, 1983.

× Larus pipixan — Франклинова чайка
Африка, Новый Свет. Аллопатрия. Случайная Гб. Смешанную пару наблюдали в колонии L. cirrocephalus в Сенегале. L. pipixan гнездится в Сев. Америке, известны ее залеты в Европу. Cramp, Simmons, 1983; Erard et al., 1984.

Larus crassirostris — Чернохвостая чайка
×Larus novaehollandiae — Красноклювая серебристая чайка
Пацифика. Аллопатрия. Случайная Гб. Есть упоминание об одном Г. Gray, 1958.

Larus delavarensis — Кольцеклювая чайка

× Larus pipixan — Франклинова чайка

Сев. Америка. Симпатрия. Случайная Гб. Смешанная пара в смешанной колонии этих видов размножалась 2 года подряд (2 птенца и наклюнутое яйцо; 3 яйца). Weseloh, 1981.

× Larus ridibundus — Озерная чайка

Голарктика. Аллопатрия. Случайная Гб. С конца 1960-х гг. началось вселение L. ridibundus в Новый Свет (первый случай гнездования в Гренландии в 1969 г., на Ньюфаундленде в 1977 г., в материковой Канаде в 1982 г.). В 1982 г. на оз. Онтарио (США) наблюдали пару Г (L. delavarensis × L. ridibundus) × L. delavarensis у гнезда с 3 яйцами. Weseloh, Mineau, 1986.

Larus fuscus × L. argentatus; L. cachinnans; L. canus

Larus glaucescens — Серокрылая чайка

× Larus hyperboreus — Бургомистр

Голарктика. Аллопатрия. Интрогрессивная Гб. На З. Аляски (южнее устья р. Юкон) в популяциях «hyperboreus», ближайших к ареалу L. glaucescens, только 28 % особей имеют «чистый» фенотип hyperboreus. Лишь 1 экземпляр мог быть отнесен к glaucescens, все прочие (св. 80 %) — с промежуточными фенотипами. Не исключено участие в Гб также L. argentatus. Strang, 1977; см. также: Ingolfsson, 1970.

× Larus occidentalis — Западная чайка

Сев. Америка. Парапатрия-семисимпатрия. Широкая Гб. Замещение одного вида другим в полосе свыше 500 км вдоль Тихоокеанского побережья США (от о. Ванкувер до 44° с. ш. на Ю.). Каждая из 30 колоний на этом трансекте уникальна по фенотипическому составу. В средней части трансекта (Ю.-З. шт. Вашингтон) соотношение фенотипов glaucescens : Г : occidentalis составляет в 6 колониях 0,3—35,3 : 29,4—63,3 : 23,3—43,8. Влияние Гб прослеживается в ареалах родительских форм к С. до пролива Хекате и к Ю. до Калифорнии. Отмечена тенденция к ассортативному скрещиванию. Репродуктивный успех пар одинаков во всех типах скрещиваний (включая пары Г×Г). Исходно виды тяготеют к разным местообитаниям. Scott, 1971; Hoffman et al., 1978; Ratti, 1984.

× Larus schistisagus — Тихоокеанская чайка

Сев. Пацифика. Аллопатрия. Случайная (?) Гб. В колонии L. schistisagus на Корякском побережье Берингова моря наблюдали смешанную пару (самец L. schistisagus, самка L. glaucescens). Судьба 2 птенцов прослежена до недельного возраста. Там же добыта неполовозрелая особь-Г. Сведения из р-на перекрывания ареалов на Ю.-В. Камчатки отсутствуют. Кищинский, 1980; Фирсова, Левада, 1982.

Larus glaucoides — Малая полярная чайка × (L. argentatus)

× Larus thayeri — Чайка Тэйера

Арктические р-ны Неарктики. Парапатрия — семисимпатрия. Интрогрессивная Гб. В области совместного обитания L. g. kumlieni и L. thayeri на о. Саутгемптон доля смешанных пар составляет 40 %; 50 % — «чистые» пары thayeri, 10 % — glaucoides. Ассортативность скрещиваний отсутствует и в другом р-не совместного обитания (о. Баффинова Земля) — вопреки данным Н. Смита. Ratti, 1984; Gaston, Decker, 1985; см. также: Smith, 1966 (Смит, 1983).

Larus hartlaubi × L. cirrocephalus
Larus hyperboreus × L. argentatus; L. glaucescens
Larus ichthyaetus × L. brunnicephalus
Larus marinus × L. argentatus
Larus melanocephalus — Черноголовая чайка
× Larus ridibundus — Озерная чайка

Евразия. Алло-парапатрия. Случайная Гб. В колонии L. ridibundus в Гемпшире (Великобритания) в 1968 г. гнездились пара L. melanocephalus и смешанная пара (принесла потомство). Г (самец?) в 1968 г. размножался в паре с L. ridibundus (яйца не дали птенцов), а в 1969—1970 гг. — с L. melanocephalus (птенцы). Смешанная пара успешно размножалась в Бельгии, где небольшое число L. melanocephalus отмечается с конца 1960-х гг. в крупной колонии L. ridibundus. Поведение Г носит промежуточный характер. Taverner, 1970; Köhler et al., 1983; Lippens, Burggraeve, 1983.

Larus novaehollandiae × L. bulleri; L. crassirostris
Larus occidentalis × L. glaucescens
Larus pipixan × L. cirrocephalus; L. delavarensis
Larus ridibundus × L. delavarensis; L. melanocephalus
Larus schistisagus × L. (argentatus) vegae; L. glaucescens
Larus thayeri × L. argentatus; L. glaucoides

ПОДСЕМ. STERNINAE — КРАЧКИ

Chlidonias hybrida — Белощекая крачка
× Chlidonias leucoptera — Белокрылая крачка

Старый Свет. Семисимпатрия. Случайная Гб. На оз. Байкал (за пределами ареала C. hybrida) наблюдали смешанную пару у гнезда с кладкой, которая позже была брошена. Мельников, 1985.

Chlidonias leucoptera — Белокрылая крачка × C. hybrida;
× Chlidonias niger — Черная крачка

Голарктика. Семисимпатрия. Случайная Гб. Смешанные пары (4) наблюдали в Нидерландах, в Дании, на о. Оланд (южн. Швеция) и на р. Селенге (Забайкалье). Известны Г из окрестностей Пскова и из Канады. Зарудный, 1910 б; Alexandersson, 1979; van Ijzendoorn, 1980; Scharringa, Osieck, 1981; Мельников, 1985; Bennet, 1986.

Chlidonias niger × C. leucoptera
Gelochelidon nilotica — Чайконосая крачка
× Sterna forsteri — Крачка Форстера

Евразия, Сев. и Центр. Америка. Семисимпатрия. Случайная Гб. Возможен контакт в Сев. Америке, откуда известен Г (Атлантическое побережье США). Hill, 1965.

Sterna albifrons — Малая крачка
× Sterna hirundo — Речная крачка

Космополиты. Семисимпатрия. Случайная Гб. На оз. Байкал наблюдали 3 смешанные пары. Наблюдали ритуальное кормление самок S. hirundo, уже имевших конспецифических партнеров, самцами S. albifrons. Известен Г из Забайкалья (р. Селенга). Очагов, 1962; Мельников, 1985.

× Sterna nereis — Прекрасная крачка

Старый и Новый Свет. Алло-парапатрия (ю.-в. Австралия). Случайная (регулярная?) Гб. До 1968 г. были аллопатричны. В колонии из 63 пар

S. nereis наблюдали смешанную пару и пару Г × S. albifrons (обе пары с птенцами). Cox, Close, 1977.

Sterna bengalensis — Малая хохлатая крачка
× Sterna sandvicensis — Пестроносая крачка
Евразия, Сев. и Центр. Америка. Аллопатрия — семисимпатрия. Случайная Гб. Ареал S. bengalensis охватывает субтропики и тропики Африки и Азии. Наблюдается экспансия вида в Европейское Средиземноморье. Отмечена смешанная пара в ареале S. sandvicensis (атлантическое побережье Франции). В той же колонии в предыдущий год наблюдали особь S. bengalensis с птенцом. Petit, 1976; Brichett, Foschi, 1987.

Sterna dougalii — Розовая крачка
× Sterna hirundo — Речная крачка
Космополиты. Семисимпатрия. Регулярная Гб. В Европе гнездятся совместно на Британских о-вах, где отмечено успешное размножение 3 смешанных пар (самцы S. hirundo × самки S. dougalli). Наблюдали четвертую смешанную пару в период инкубации. В Бельгии S. dougalli впервые отмечена в 1976 г. (самец). Эта особь регулярно гнездилась здесь в паре с S. hirundo в 1976—1982 гг., принося потомство. В США (шт. Нью-Йорк) одновременно наблюдали 2 пары Г × Г и одну Г × S. hirundo. Все они вывели птенцов. На следующий год все 5 Г-родителей вернулись в ту же колонию. Robbins, 1974; Hays, 1975; Burggraeve, 1977; Lippens, Burggraeve, 1983.

(Sterna elegans — Элегантная крачка
× Sterna sandicensis — Пестроносая крачка)
В Калифорнии (ареал S. elegans) наблюдали многократные попытки залетной особи S. sandvicensis войти в контакт с местными элегантными крачками. Последние, однако, не принимали рыбку, предлагаемую пестроносой крачкой в качестве ритуального подношения. Schaffner, 1981.

Sterna forsteri × Gelochelidon nilotica
Sterna hirundo — Речная крачка × S. albifrons; S. dougalii;
× Sterna paradisaea — Полярная крачка
Голарктика. Семисимпатрия. Случайная Гб. Описано гнездование в течение 3 лет пары самец S. paradisaea × самка S. hirundo. Показана роль переадресованного импринтинга в формировании половых предпочтений. Kullenberg, 1947; Линг, 1964; Busse, Franck, 1988.

Sterna nereis × S. albifrons
Sterna paradisaea × S. hirundo
Sterna sandvicensis × S. bengalensis; (S. elegans)
Thalasseus sandvicensis — см. Sterna sandvicensis

ПОДОТРЯД ALCAE — ЧИСТИКОВЫЕ

СЕМ. ALCIDAE — ЧИСТИКОВЫЕ

Uria aalge — Тонкоклювая кайра
× Uria lomvia — Толстоклювая кайра
Голарктика. Семисимпатрия. Случайная (регулярная?) Гб. В Норвегии наблюдали смешанную пару с птенцом, судьба которого была прослежена до 10-го дня. Здесь же отметили несколько предположительных Г. В Сев. Америке (о. Ньюфаундленд) зарегистрирована пара Г (самка?) × U. aalge с птенцом и 2 Г. На п-ове Лабрадор в течение 3 последовательных

лет гнездилась пара Г (самка) × U. lomvia. Птицы насиживали кладку, в один из сезонов гнездования удалось видеть и птенца. Причина Гб — смешанные кладки и внебрачные межвидовые копуляции. Gray, 1958, Tschanz, Wehrlin, 1968; Cairns, Young, 1981; Cairns, 1983; Birkhead et al., 1985; Birkhead, 1986.

Uria lomvia × U. aalge

ОТРЯД COLUMBIFORMES — ГОЛУБЕОБРАЗНЫЕ

ПОДОТРЯД COLUMBAE — ГОЛУБИНЫЕ

СЕМ. COLUMBIDAE — ГОЛУБИНЫЕ

Columba livia — Сизый голубь
× Columba rupestris — Скалистый голубь

Старый Свет. Семисимпатрия (Прибайкалье, Средняя и Центр. Азия, Гималаи, Д. Восток). Регулярная Гб. В Забайкалье доля смешанных пар («начальная Гб») составляет около 2 %. В Улан-Удэ их состав стандартен (самцы C. livia × самки C. rupestris).

В таких парах преобладают самцы дикого типа окраски и светлые самцы от скрещиваний C. livia с домашними голубями. В ю.-з. Монголии доля смешанных и гибридных пар составляет местами до 30 %. Г фертильны и участвуют в воспроизведении популяции. Моторика сигнального поведения видов однотипна. Межвидовые различия выражены во всех 5 основных типах вокальных сигналов. Вокализация птенцов от смешанных пар носит промежуточный характер. В связи с расселением C. livia есть основания ожидать расширения зоны Гб. Г обнаружены также в южн. Алтае и в Индии. Доржиев, 1980; Ripley, 1981; Nadler, 1982; Nadler, Ansorge, 1982; Nadler, Gebauer, 1985; Нейфельдт, 1986.

Columba rupestris × C. livia

Geopelia cuneata — Бриллиантовая горлица
× Geopelia striata — Полосатая земляная горлица

Малакка, Зондские о-ва, о. Новая Гвинея, Австралия. Семисимпатрия (сев. и вост. Австралия). Случайная Гб. Gray, 1958.

Geopelia striata × G. cuneata

Lophophaps ferruginea — Красный плюмажный голубь
× Lophophaps plumifera — Белобрюхий плюмажный голубь

Австралия. Аллопатрия — семисимпатрия. Широкая Гб. Узкая зона Гб в с.-з. Австралии (бассейн р. Дицрой). Frith, Barker, 1975; Goodwin, 1983.

Lophophaps plumifera × L. ferruginea

Petrophassa — см. Lophophaps

Streptopelia capicola — Капская горлица*
× Streptopelia vinacea — Винноцветная горлица

Африка. Алло-парапатрия. Широкая Гб. Зона контакта в Эфиопии. Четкие различия в вокализации. Форма S. c. dryas промежуточна по окраске. Goodwin, 1983; Prigogine, 1984.

Streptopelia decaocto — Кольчатая горлица
× Streptopelia turtur — Горлица

Евразия, Сев. Африка. Семисимпатрия (Европа, Передняя Азия). Случайная Гб. Есть сведения о 4 Г (Нидерланды, ФРГ). В Финляндии смешанная пара (самец S. turtur, самка S. decaocto) приступала к гнездованию

в 1978 и 1979 гг., но птенцов не вывела. Voous, 1963; Dijkstra, 1970; Hongel, Saari, 1983.

Stictopelia cuneata — см. Geopelia cuneata
Streptopelia turtur × S. decaocto
Streptopelia vinacea × S. capicola

ОТРЯД PSITTACIFORMES — ПОПУГАЕОБРАЗНЫЕ

СЕМ. PSITTACIDAE — ПОПУГАЕВЫЕ

Alisterus scapularis — Королевский попугай
× Aprosmictus erythropterus — Краснокрылый попугай
Австралия, о. Новая Гвинея. Семисимпатрия (с.-в. Австралия). Случайная Гб (?). Gray, 1958.

× Platycercus elegans — Малиновая розелла
Австралия. Симпатрия. Случайная Гб. Gray, 1958.

Anodorhynchus glaucus — Тусклый ара
× Anodorhynchus hyacinthinus — Гиацинтовый ара
Южн. Америка. Алло-парапатрия. Интрогрессивная Гб (?). Существует мнение, что A. leari из вост. Бразилии есть продукт Гб этих видов. Wolters, 1982.

Anodorhynchus hyacinthinus × A. glaucus
Aprosmictus erythropterus × Alisterus scapularis
Barnardius barnardi — Ошейниковый попугай
× Platycercus adscitus — Светлоголовая розелла
Австралия. Парапатрия. Широкая Гб. Зона Гб в южн. Австралии к З. от зал. Спенсер. Гибридогенная форма whytei. Keast, 1961; Meise, 1975.

Barnardius zonarius — Попугай Бауэра × B. barnardi;
× Platycercus adscitus — Светлоголовая розелла
Австралия. Аллопатрия. Случайная Гб. Смешанную пару с кладкой наблюдали в Тасмании, за пределами ареалов обоих видов. Wall, 1985.

× Platycercus flaveolus — Желтая розелла
Австралия. Аллопатрия-парапатрия. Случайная Гб (?). 2 предполагаемых Г (самец и самка). Gray, 1958.

Cacatua leadbeateri — Большой какаду Митчела
× Cacatua roseicapilla — Гала
Австралия. Семисимпатрия (зап., центр. и ю.-в. Австралия). Ограниченная Гб. В области недавней симпатрии нехватка пригодных для гнездования дупел ведет к конкуренции из-за них и к появлению смешанных кладок. Молодняк, выращенный неконспецифическими приемными родителями, приобретает в онтогенезе многие особенности их поведения (в частности, сходную с ними вокализацию). Позже эти подкидыши формируют смешанные пары с представителями вида-воспитателя (например, при потере ими конспецифических партнеров). Виды заметно различаются по общим размерам и по окраске. Описано несколько Г. Тагг, 1962; Rowley, Chapman, 1986.

Cacatua pastinator — Западная длинноклювая корелла
× Cacatua sanguinea — Малая корелла
Нотогея. Алло(пара)патрия (зап. Австралия). Случайная Гб. Наблюдается тенденция к расселению второго вида в ареал первого. Известен 1 Г. Ford, 1985.

Cacatua roseicapilla × C. leadbeateri
Cacatua sanguinea × C. pastinator
Cyanoramphus auriceps — Золотоглавый попугай
× Cyanoramphus novaezelandiae — Краснолобый попугай
Новая Зеландия и прилежащие о-ва. Симпатрия. Гб (случайная — интрогрессивная поглотительная). Г в Новой Зеландии. Ограниченная Гб на о-вах Окленд. На о. Мангере (Чатемские о-ва) оба вида исчезли к 1920-м гг. нашего века. К 1960-м гг. началась реколонизация этого острова. В 1961 г. C. auriceps был здесь очень редок, C. novaezelandiae — не найден. В 1968 г. соотношение фенотипов auriceps : Г : novaezelandiae составляло 8 : 32 : 60 (общая численность смешанной популяции около 60 особей), в 1969 — 6 : 47 : 47 (около 100 особей). В итоге местная форма C. a. forbesi близка к полному исчезновению. Taylor, 1975; Flack, 1976; Veitch, 1979; Butler, 1986.

Cyanoramphus novaezelandiae × C. auriceps
Eolophus roseicapillus — см. Cacatua roseicapillus
Pionites leucogaster — Белобрюхий каик
× Pionites melanocephalus — Черноголовый каик
Южн. Америка. Парапатрия. Широкая Гб. На В. ареалы видов разделены р. Амазонка. В зап. Бразилии стабилизированная гибридогенная форма P. l. xanthomerius. В ю.-в. Бразилии изменчивая гибридная популяция. Интрогрессия генов P. melanocephalus по всему ареалу второго вида. Haffer, 1977b; Novaes, 1981.

Pionites melanocephalus × P. leucogaster
Platycercus adscitus — Светлоголовая розелла × Barnardius zonarius;
× Platycercus eximius — Восточная розелла
Австралия. Парапатрия—семисимпатрия. Ограниченная Гб в зоне вторичного контакта в вост. Австралии. Keast, 1961.

Platycercus elegans — Малиновая розелла × Alisterus scapularis;
× Platycercus flaveolus — Желтая розелла*
Австралия. Парапатрия. Случайная Гб — интрогрессивная Гб. Репродуктивно изолированы в вост. зоне контакта (Ю. шт. Новый Южный Уэльс). В зап. зоне контакта (шт. Южная Австралия) — гибридогенная форма «adelaidae» (нередко рассматривается как самостоятельный вид). Keast, 1961; Meise, 1975.

× Platycercus eximius — Восточная розелла*
Австралия. Симпатрия. Случайная Гб. Известно несколько Г. В течение года наблюдали пару, состоявшую из самца Г и самки P. eximius. Rogan, 1966; Courtney, 1967; Hamel, 1970; Wyndham, 1969.

Platycercus eximius × P. adscitus; P. elegans
Platycercus flaveolus × Barnardius zonarius; Platycercus elegans
Poicephalus cryptoxanthus — Коричневоголовый попугай
× Poicephalus meyeri — Попугай Мейера
Африка. Парапатрия (Зимбабве). Широкая Гб. Описано 9 Г. «Паравиды». Clancey, 1977; Prigogine, 1984.

Poicephalus meyeri × P. cryptoxanthus
Psittacula cyanocephala — Синеголовый попугай
× Psittacula himalayana — Гималайский попугай
Южн. Азия (Гималаи, вост. Афганистан, Индия). Семисимпатрия. Случайная Гб (?). Экземпляр «Psittacula intermedia» может быть продуктом

Гб этих видов, или P. cyanocephala × P. finschii, или P. roseata × P. finschii. Wolters, 1982

Psittacula himalayana × P. cyanocephala
Trichoglossus chlorolepidotus — Чешуйчатогрудый лори
× Trichoglossus haematodus — Радужный лори
Индонезия, Новая Гвинея, Австралия. Семисимпатрия (вост. Австралия). Случайная Гб. (?) Gray, 1958; Worthy, 1982.

Trichoglossus haematodus × T. chlorolepidotus

ОТРЯД CUCULIFORMES — КУКУШКООБРАЗНЫЕ
ПОДОТРЯД CUCULI — КУКУШКОВЫЕ
СЕМ. CUCULIDAE — КУКУШКОВЫЕ

Centropus bengalensis — Малая шпорцевая кукушка
× Centropus viridis — Филиппинская шпорцевая кукушка
Ю.-в. Азия, Филиппинские и Зондские о-ва. Семисимпатрия. Случайная Гб. Описан Г. самец с о. Лусон. Parkes, 1965.

Centropus viridis × C. bengalensis
Coccyzus americanus — Желтоклювая кукушка
× Coccyzus erythrophthalmus — Черноклювая кукушка
Новый Свет. Семисимпатрия (Сев. Америка). Случайная Гб. Непаразитические виды. Известны случаи реципрокного гнездового паразитизма. Описан Г самец. Parkes, 1984.

Coccyzus erythrophthalmus × C. americanus

ОТРЯД STRIGIFORMES — СОВООБРАЗНЫЕ
СЕМ. STRIGIDAE — НАСТОЯЩИЕ СОВЫ

Otus asio — Восточная совка
× Otus kennicottii — Западная совка *
Сев. Америка. Парапатрия — семисимпатрия. Регулярная (?) Гб. Хорошо различаются окраской оперения и клюва, а также особенностями «песен». В зоне симпатрии в шт. Техас найдены 2 смешанные пары. С учетом низкой плотности смешанной популяции предполагают, что здесь имеет место широкая Гб. Marshall, 1967, цит. по: Rising, 1983a.

Otus kennicottii × O. asio

ОТРЯД APODIFORMES — СТРИЖЕОБРАЗНЫЕ
ПОДОТРЯД TROCHILI — КОЛИБРИ
СЕМ. TROCHILIDAE — КОЛИБРИ

Большинство из 320 видов семейства обитают в Южн. и Центр. Америке, включая о-ва Карибского бассейна. На С.-З. Южн. Америки (Колумбия, Эквадор, Перу) насчитывается до 150 симпатрических видов. До южн. оконечности Южн. Америки доходит только 1 вид. В Сев. Америке (включая Мексику) гнездятся 20 видов, из них 4 доходят до Канады. Среди центрально- и южноамериканских видов Гб известна для 52 (около 30 % от числа совместно обитающих видов). Описано 30 комбинаций вид × вид, из которых 29 относятся к категории случайной Гб (по 1, редко по 2 экземпляра Г для каждой комбинации). Среди 20 североамериканских видов

случайная Гб известна для 15 (75 %). Имеются сведения о 21 гибридной комбинации (4 из них — с участием центрально- и южноамериканских видов). Из числа видов, упоминающихся в настоящем списке, в Сев. Америке (включая Мексику) обитают Amazilia beryllina, A. tzacatl, A. verticalis, Archilochus alexandri, A. colubris, Calypte anna, C. costae, Cynanthus latirostris, C. sordidus, Eugenes fulgens, Lampornis clemenciae, S. platycercus, S. rufus, S. sasin, Stellula calliope. Комментарии приводятся лишь для тех пар видов, где сведения о самом факте Гб могут быть дополнены содержательной информацией или где вносятся поправки к списку А. Грей. Без ссылок на авторов даются случаи, упомянутые в обобщающих сводках (Gray, 1958; Wolters, 1982).

Acestrura heliodor — Ожереловая лесная звезда (?)
× Acestrura mulsant — Белобрюхая лесная звезда
Acestrura mulsant × A. heliodor
Aglaiocercus kingi — Длиннохвостый сильф
× Lesbia victoriae — Чернохвостый паж
× Ramphomicron microrhynchum — Короткоклювый шипоклюв (?)
Amazilia amabilis — Голубогрудый изумруд
× Amazilia tzacatl — Рыжехвостая колибри
Amazilia beryllina — Берилловая колибри
× Amazilia cyanocephala — Голубоголовая колибри
× Amazilia cyanura — Синехвостая колибри
Семисимпатрия. Широкая Гб в Сальвадоре (Центр. Америка). Peters, 1945.

Amazilia cyanifrons — Голубошапочная колибри
× Amazilia franciae — Изумруд Франса
Amazilia cyanocephala × A. beryllina
Amazilia cyanura × A. beryllina
Amazilia fimbriata — Чернохвостый изумруд
× Hylocharis cyanus — Белогорлый сапфир
Amazilia franciae × A. cyanifrons
Amazilia rutila — Коричневая колибри
× Amazilia tzacatl — Рыжехвостая колибри
Amazilia tzacatl × A. amabilis; A. rutila
Amazilia versicolor — Сверкающий изумруд
× Chrysuronia oenone — Энона
(× Hylocharis cyanus — Белогорлый сапфир)
«Искусственный Г» (сшитые шкурки). Ошибочно внесен в сводку A. Gray. Peters, 1945.

Amazilia verticalis — Фиолетовоголовая колибри
× Cynanthus latirostris — Ширококлювая колибри
Amazilia violiceps — см. A. verticalis
Anthracothorax nigricollis — Черногорлый манго
× Chrysolampis mosquitus — Рубиново-топазовая колибри
Archilochus alexandri — Черногорлая колибри
× Archilochus colubris — Рубиновогорлая колибри.
Mayr, Short, 1970.

× Calypte anna — Колибри Анны
Banks, Johnson, 1961.

× Calypte costae — Колибри Коста
Описаны 2 Г (самец и самка) из Калифорнии. Short, Philips, 1966.

× Lampornis clemenciae — Голубогорлая колибри
Семисимпатрия. Предполагается гнездование в шт. Калифорния самки впервые наблюдавшейся здесь L. clemenciae с самцом A. alexandri (?). Из 2 яиц вылупились птенцы, вскоре погибшие от недокорма. В тот же год эта самка принесла птенцов от самца Calypte anna (см.). Baldridge et al., 1983.

× Selasphorus sasin — Колибри Аллена
Симпатрия. В шт. Калифорния 2 Г пойманы вместе с самцом S. sasin и 7 особями A. alexandri. Lynch, Ames, 1970.

Archilochus calliope — см. Stellula calliope
Archilochus colubris × A. alexandri
Boissonneua flavescens — Желтохвостая коронованная колибри
× Heliangelus clarisse — Солнечный ангел Лонгемейра
Calliflox amethystinae — Аметистовая колибри
× Chlorostilbon aureoventris — Изумруд Пачирена
Calypte anna — Колибри Анны × Archilochus alexandri;
× Calypte costae — Колибри Коста
Из сравнительно узкой зоны симпатрии (Калифорния) описано 11 Г. Подчеркивают различия в брачных демонстрациях этих видов. Моторика токового поведения самца Г имела промежуточный характер, песня — типичная для C. anna Wells et al., 1978.

× Lampornis clemenciae — Голубогорлая колибри
Аллопатрия. Самка L. clemenciae, впервые отмеченная в Калифорнии, из кладки в 2 яйца вывела 2 птенцов, державшихся в районе около 1 мес. (см. выше, Archilochus alexandri). Baldridge et al., 1983.

× Selasphorus rufus [6] — Рыжая колибри
Аллопатрия. Несколько предположительных Г.

× Selasphorus sasin — Колибри Аллена
Семисимпатрия. Известно не менее 5 Г (в основном самцы). Williamson, 1957; Wells, Baptista, 1979.

× Stellula calliope [6] — Каллиопа
Аллопатрия. Известен 1 Г (самец). Banks, Johnson, 1961.

Calypte costae — Колибри Коста × Archilochus alexandri; Calypte anna;
× Selasphorus platycerus — Широкохвостая колибри
× Stellula calliope — Каллиопа
Аллопатрия. Известен 1 Г (самец). Banks, Johnson, 1961.

Chalybura melanorrhoa — Черноватый пероносец *
× Chalybura urochrysia — Бронзовохвостый пероносец
Южн. и Центр. Америка. Парапатрия (Панама, Коста-Рика). Широкая Гб. Из 20 добытых особей 9 Г. Eisemann, Howell, 1962; Meise, 1975.

Chalybura urochrysia × C. melanorrhoa
Chlorestes caeruleus — Голубоглазый сапфир
× Thalurania furcata — Кайенская лесная нимфа
Chlorestes notatus — Голубогорлый сапфир
× Hylocharis cyanus — Белогорлый сапфир
× Thalurania furcata — Кайенская лесная нимфа
× Thalurania glaucopis — Бразильская лесная нимфа

[6] Эти комбинации не упоминаются в обзорной работе П. Джонсгарда (Johnsgard, 1983c).

Chlorostilbon aureoventris — Изумруд Пачирена × Calliphlox amethystina;
× Hylocharis cyanus — Белогорлый сапфир
× Leucochloris albicollis — Бразильская белогорлая колибри
Chrysolampis mosquitus — Рубиново-топазовая колибри × Anthracothorax nigricollis
× Lampornis nigricollis — Фиолетовохвостый манго
Chrysuronia oenone × Amazilia versicolor;
× Thalurania furcata — Кайенская лесная нимфа
Coeligena bonapartei — Звездоносец Бонапарта
× Lafresnay lafresnaya — Бархатногрудый желтохвост
Coeligena coeligena — Бронзовый инка
× Coeligena prunellei — Черный инка
Coeligena lutetiae — Парижский звездоносец
× Coeligena torquata — Ошейниковый инка
Coeligena prunellei × C. coeligena
Coeligena torquata — Ошейниковый инка × C. lutetiae
× Laphresnay lafresnaya — Бархатногрудый желтохвост
Cynanthus latirostris — Ширококлювая колибри × Amazilia verticalis
× Cynanthus sordidus — Темная колибри

Предполагаемый Г из Мексики является, вероятно, слегка уклоняющимся экземпляром C. sordidus. Mayr, Short, 1970; Binford, 1985.

× Eugenes fulgens — Великолепная колибри

Short, Phillips, 1966.

Cynanthus sordidus × C. latirostris
Eriocnemis aureliae — Желтоног Аврелия
× Heliangelus exortis — Турмалиновый солнечный ангел
Eriocnemis sp. × Helianthea sp.
Eugenes fulgens × Cynanthus latirostris
Eugenia imperatrix — Колибри-императрица
× Heliodoxa jacula — Бриллиант Джеймсона
Heliangelus clarisse — Солнечный ангел Лонгемейра × Boissonneaua flavescens
× Ramphomicron microrhynchum — Короткоклювый шипоклюв
Heliangelus exortis × Eriocnemis aureliae
Helianthea sp. × Eriocnemis sp.
Heliodoxa jacula × Eugenia imperatrix
Hylocharis cyanus × Amazilia fimbriata; A. versicolor; Chlorestes notatus; Chlorostilbon aureoventris;
Lafresnaya lafresnaya × Coeligena bonapartei; C. torquata
Lampornis clemenciae × Archilochus alexandri; Calypte anna
Lampornis nigricollis × Chrysolampis mosquitus
Lesbia sp. — Комета
× Thalurania sp. — Лесная нимфа
Lesbia victoriae — Чернохвостый паж × Aglaiocercus kingi;
× Ramphomicron microrhynchum — Короткоклювый шипоклюв
Leucochloris albicollis × Chlorostilbon aureoventris
Lophornis stictolopha — Украшенная кокетка
× Polemistria chalybea — Кокетка Веррэ
Melanotrochilus fuscus — Темный якобин
× Thalurania glaucopis — Бразильская лесная нимфа
Polemistria chalybea × Lophornis stictolopha

Ramphomicron microrhynchum × Aglaiocercus kingi; Heliangelus clarisse; Lesbia victoriae
Selasphorus ardens — Огненногорлая колибри
× Selasphorus scintilla — Искристая колибри
Аллопатрия. Г, описанный как «S. underwoodii», добыт в Панаме. Stiles, 1983.

Selasphorus platycercus × Archilochus alexandri; Calypte costae
Selasphorus rufus — Рыжая колибри × Calypte anna;
× Selasphorus sasin — Колибри Аллена
Аллопатрия. Описаны 3 предположительных Г (2 самца, самка). Newfield, 1983.

× Stellula calliope — Каллиопа
Семисимпатрия. Известен 1 Г (самец). Banks, Johnson, 1961.
Selasphorus sasin × Archilochus alexandri; Calypte anna; Selasphorus rufus.
Selasprhorus scintilla × S. ardens
Stellula calliope × Calypte anna; C. costae; Selasphorus rufus
Thalurania furcata — Кайенская лесная нимфа × Chlorestes caeruleus; C. notatus; Chrysuronia oenone;
× Thalurania glaucopis — Бразильская лесная нимфа
Thalurania glaucopis × Chlorestes notatus; Melanotrochilus fuscus; Thalurania furcata
Thalurania sp. × Lesbia sp.

ОТРЯД COLIIFORMES — ПТИЦЫ-МЫШИ

СЕМ. COLIIDAE — ПТИЦЫ-МЫШИ

Colius (striatus) leucotis — Светло-пестрая птица-мышь
× Colius (striatus) nigricollis — Темно-пестрая птица-мышь
Экваториальная Африка. Парапатрия. Ограниченная Гб. 2 группы подвидов («semispecies»), вступающие в контакт в Уганде. Schifter, 1985.

Colius (striatus) nigricollis × C. (s) leucotis

ОТРЯД CORACIIFORMES — РАКШЕОБРАЗНЫЕ

ПОДОТРЯД ALCEDINES — ЗИМОРОДКОВЫЕ

СЕМ. ALCEDINIDAE — ЗИМОРОДКОВЫЕ

Ceyx erithacus — Малайский лесной зимородок
× Ceyx rufidorsus — Рыжеспинный зимородок *
Ю.-в. Азия. Нотогея. Семисимпатрия. Широкая (интрогрессивная) Гб. «Скопления Г». Область совместного обитания занимает юг п-ова Малакка, Зондские о-ва, о-ва к Ю.-В. от Филиппин (о. Палаван и др.). Доля Г от 19 % (Малакка) до 58—63 % (Калимантан и соседние о-ва). На о. Симелуэ (у с.-з. оконечности Суматры) — гибридная раса C. e. jungei. Явное влияние интрогрессии на автохтонные популяции C. rufidorsus на о. Ява и на Малых Зондских о-вах. Ситуацию можно рассматривать как результат вселения материкового C. erithacus в ареал C. rufidorsus. Voous, 1951; Sims, 1959; Meise, 1975.

Ceyx rufidorsus × C. erithacus
Halcyon megarhyncha — см. Syma megarhyncha
Halcyon torotoro — см. Syma torotoro

Syma megarhyncha — Горный желтоклювый зимородок
× Syma torotoro — Желтоклювый зимородок
Новая Гвинея, архипелаг Бисмарка. «Ложная симпатрия» (сегрегация по разным высотным поясам). Случайная Гб. Известен 1 Г. Mees, 1982.

Syma torotoro × S. megarhyncha

ПОДОТРЯД CORACII — РАКШЕВЫЕ

СЕМ. CORACIIDAE — ДРЕВЕСНЫЕ РАКШИ

Coracias bengalensis — Индийская сизоворонка
× Coracias garrulus — Сизоворонка
Евразия. Семисимпатрия (Передняя Азия, Пакистан). Единственное (позже не подтвержденное) указание на возможную Гб. Suchetet, 1897, цит. по: Gray, 1958.

Coracias garrulus × C. bengalensis

Coracias spatulata — Ракетохвостая сизоворонка
× Coracias weigalli — Сизоворонка Вейгла *
Африка. Парапатрия. Широкая Гб. Ложный полиморфизм. Г обычны (до 35 % выборки) в обширном секторе ареала spatulata (Замбия, Зимбабве, южн. Мозамбик), обращенном в сторону ареала weigalli. «Полувиды». Clancey, 1969.

Coracias weigalli × C. spatulata

СЕМ. PHOENICULIDAE — ДРЕВЕСНЫЕ УДОДЫ

Phoeniculus damarensis — Фиолетовый древесный удод
× Phoeniculus purpureus — Красноклювый древесный удод
Африка. Парапатрия — семисимпатрия (Ангола, Намибия). Широкая (?) Гб. Clancey, 1986.

Phoeniculus purpureus × P. damarensis

ОТРЯД PICIFORMES — ДЯТЛООБРАЗНЫЕ

ПОДОТРЯД GALBULAE — ПРИМИТИВНЫЕ ДЯТЛООБРАЗНЫЕ

НАДСЕМ. GALBULOIDEA — ЯКАМАРОВЫЕ

СЕМ. GALBULIDAE — ЯКАМАРОВЫЕ

Galbula melanogenia — Черноватая якамара *
× Galbula ruficauda — Рыжехвостая якамара
С. Южн. Америки. Парапатрия (с.-з. Колумбия). Ограниченная Гб. Зона «симпатрии» и Гб шириной 20—40 км. Внутри нее локальные гибридные популяции небольшого размера. Haffer, 1967.

Galbula ruficauda × G. melanogenia

НАДСЕМ. CAPITONOIDEA — ПРИМИТИВНЫЕ ДЯТЛОВЫЕ

СЕМ. CAPITONIDAE — БОРОДАТКОВЫЕ

Lybius frontalis *
× Lybius leucomelas — Пестрая бородатка
Африка. Семисимпатрия. Случайная Гб. Prigogine, 1984.

Lybius leucomelas × L. frontalis

Lybius macclounii — Черноспинная бородатка Макклауна *
× Lybius minor — Черноспинная бородатка
Экваториальная Африка. Семисимпатрия — парапатрия (Ангола, южн. Заир). Широкая Гб в 3 зонах контакта. Интерградация и «конвергенция признаков». Short, 1982; Dowsett, Dowsett-Lemaire, 1980.

Lybius minor × L. macclounii
Pogonilius bilineatus — Золотопоясничная бородатка
× Pogonilius chrysoconus — Желтолобая бородатка
Африка. Семисимпатрия. Случайная Гб (?). Известен 1 предположительный Г («P. makawai») из Замбии. Prigogine, 1985.

× Pogonilius leucolaima — Лимонногрудая бородатка *
Экваториальная Африка. Парапатрия (Руанда, Бурунди). Широкая Гб. Скопление Г в изолированном участке ареала P. bilineatus к Ю. и В. от оз. Киву. Prigogine, 1980a, b.

Pogonilius chrysoconus × P. bilineatus
Pogonilius leucolaima × P. bilineatus
Tricholaema frontata — см. Lybius frontalis
Tricholaema leucomelana — см. Lybius leucomelas
Viridibuco — см. Pogonilius

СЕМ. INDICATORIDAE — МЕДОУКАЗЧИКОВЫЕ

Indicator conirostris — Толстоклювый медоуказчик *
× Indicator minor — Малый медоуказчик
Африка. Семисимпатрия. Изоляция — широкая Гб. В Кении, Уганде и вост. Заире аллобиотипичны, ограниченный контакт на стыках предпочитаемых местообитаний, отсутствие Гб. В Камеруне широкая Гб, в Нигерии — промежуточная популяция «pallidus». Prigogine, 1984.

Indicator minor × I. conirostris

НАДСЕМ. RAMPHASTOIDEA — ТУКАНОВЫЕ

СЕМ. RAMPHASTIDAE — ТУКАНОВЫЕ

Pteroglossus sanguineus — Багряный араукари *
× Pteroglossus torquatus — Пестрогрудый араукари
Южн. Америка. Парапатрия (с.-з. Колумбия). Интрогрессивная Гб. Ширина зоны Гб менее 20 км. В зоне контакта чистые фенотипы родительских форм отсутствуют. Haffer, 1967.

Pteroglossus torquatus × P. sanguineus
Selenidera langsdorfii — Ожереловый тукан Лангсдорфа *
× Selenidera reinwardtii — Ожереловый тукан
Южн. Америка. Парапатрия — семисимпатрия (сев. Перу). Ограниченная (?) Гб. Haffer, 1969.

Selenidera reinwardtii × S. langsdorfii

ПОДОТРЯД PICI — НАСТОЯЩИЕ ДЯТЛООБРАЗНЫЕ

СЕМ. PICIDAE — НАСТОЯЩИЕ ДЯТЛОВЫЕ

ПОДСЕМ. JYNGINAE — ВЕРТИШЕЙКИ

Jynx torquilla — Вертишейка
× Jynx ruficollis — Красногрудая вертишейка
Евразия, Африка. Аллопатрия. Случайная Гб (?). Описан предположительный Г. Desfayes, 1969.

Jynx ruficollis × J. torquilla

ПОДСЕМ. PICINAE

Campethera cailliautii — Малый пятнистый дятел
× Campethera maculosa — Африканский золотоспинный дятел
Африка. Парапатрия. Случайная Гб. Известен 1 Г. Prigogine, 1987
× Campethera permista — Зеленоспинный пятнистый дятел
Африка. Алло-парапатрия. Широкая Гб. Политипические формы («мегаподвиды»), различающиеся окраской и местообитанием (лес — саванна). Зона Гб (ступенчатая клина) длиной около 1 тыс. км в Заире. В центре зоны Гб фенотипы permista и Г. Интрогрессия прослеживается на 140 км в ареале permista и до 380—650 км в ареале cailliautii. Скопление Г в с.-з. Анголе (фенотипы permista и Г). Prigogine, 1987.

Campethera maculasa × C. caillautii
Campethera permista × C. caillautii
Celeus elegans — Элегантный дятел
× Celeus lugubris — Светлохохлый дятел
Южн. Америка. Парапатрия (ю.-з. Бразилия). Случайная Гб. Известны 2 (3?) Г. Short, 1972b.

Celeus flavescens — Белохохлый дятел
× Celeus lugubris — Светлохохлый дятел
Южн. Америка. Алло-парапатрия (Парагвай). Интрогрессивная Гб в прошлом (?). Short, 1972b.

Celeus lugubris × C. elegans; C. flavenscens
Centurus aurifrons — см. Melanerpes aurifrons
Centurus carolinus — см. Melanerpes carolinus
Chrysoptilus — см. Colaptes
Colaptes (auratus) auratus — Желтохвостый дятел
× Colaptes (auratus) cafer — Краснохвостый дятел *
Сев. Америка. Парапатрия. Интрогрессивная Гб. Группа подвидов auratus включает 3 географические расы, группа cafer — 6. Ареал auratus занимает большую часть Канады и США, ареал cafer — Ю.-З. Канады, З. США и Мексику. Гибридная зона длиной свыше 2000 км тянется от южн. Аляски и Британской Колумбии до шт. Техас. Ее возраст предположительно 7,5—13 тыс. лет. В центральной полосе зоны Гб шириной около 200 км фенотипы одной либо обеих родительских форм отсутствуют, доля фенотипических Г — до 95 % и более. Популяции в зоне Гб слагаются из локальных демов, различающихся по аллельным частотам и генетически связанных за счет дисперсии годовалых особей. Ассортативности скрещиваний не выявлено. Плодовитость во всех вариантах скрещиваний примерно одинакова; не различается она также в выборках из зоны Гб и из чистых популяций родительских форм. Влияние Гб явственно в полосе 80—160 км

в глубь ареала auratus и 250—1300 км в ареале cafer. Следы интрогрессии прослеживаются по всему пространству обоих ареалов от Тихого до Атлантического океана. При резких различиях в окраске родительских форм генетическая дистанция по Нею составляет 0,0142. Не обнаружено качественных различий между формами по составу аллелей. Отсутствует клинальная изменчивость по частоте полиморфных локусов поперек зоны Гб. Не обнаружено изменений в фенотипическом составе гибридных популяций за последние 40 лет. Есть указания на расширение зоны Гб в пров. Альберта (Канада). Erskine, 1962; Short, 1965, 1972a; Bock, 1971; Rising, 1983a; Moore, Buchanan, 1986; Grudzien, Moore, 1986; Moore, Koenig, 1986; Grudzien et al., 1987; McGillivray, Biermann, 1987.

Colaptes cafer — Краснохвостый дятел × C. auratus;
× Colaptes chrysoides — Золотой дятел *
Сев. Америка. Аллопатрия. Интрогрессивная Гб. Несколько (не менее 6) гибридогенных изолятов («скопления Г») в межареальном пространстве в шт. Аризона, Калифорния (крайний Ю. США) и в Соноре (Мексика). Все гибридные популяции имеют неповторимый фенотипический состав. Резко выраженная географическая дифференциация узкоареального C. chrysoides (4 подвида). В ареале этой формы прослеживается интрогрессия генов auratus (через его Гб с cafer). Short, 1965.

Colaptes chrysoides × C. cafer
Colaptes melanochloros — Зеленополосый дятел
× Colaptes melanolaimus *
Южн. Америка. Парапатрия (Парагвай). Интрогрессивная Гб. «Группы подвидов». В зоне парапатрии шириной около 50 км до 100 % особей с фенотипами Г. Ширина области явной интрогрессии (включая собственно гибридную зону) — 100—150 км. Интрогрессия прослеживается по всему пространству ареалов обеих форм. Short, 1972б.

Colaptes melanolaimus × C. melanochloros
Dendrocopos assimilis — Синдский дятел
× Dendrocopos syriacus — Сирийский дятел
Евразия. Парапатрия — семисимпатрия (Южн. Иран). Ограниченная (?) Гб. Meise, 1975.

Dendrocopos leucopterus — Белокрылый дятел
× Dendrocopos major — Большой пестрый дятел
Евразия. Парапатрия — семисимпатрия (южн. Прибалхашье, Тянь-Шань). Случайная (?) Гб. Аллобиотопия. По Ч. Вори (Vaurie, 1965) форма D. m. tianshanicus=D. l. leucopterus × D. m. brevirostris. Ситуация не изучена. Шнитников, 1949; Meise, 1975.

Dendrocopos leucotos — Белоспинный дятел
× Dendrocopos major — Большой пестрый дятел
Евразия. Симпатрия. Случайная Гб. Известен Г из Финляндии. Gray, 1958.

Dendrocopos major — Большой пестрый дятел × D. leucopterus; D. leucotos;
× Dendrocopos medius — Средний дятел
Евразия. Семисимпатрия (Европа). Случайная Гб. Известен Г из центр. Европы. Gray, 1958.

× Dendrocopos syriacus — Сирийский дятел
Евразия. Семисимпатрия (ю.-в. Европа, Передняя Азия). Случайная Гб. Расширение ареала D. syriacus к С., С.-З. и С.-В. с начала 1950-х гг. XX в.

в ареал D. major. Описана попытка гнездования смешанной пары (самец D. major × самка D. syriacus). Известно не менее 5 Г. Заметные различия в вокализации. Kroneisl-Rucner, 1955—1956; Balát, Folk, 1956; Short, 1969a; Ruge, 1970; Munteanu, 1971; Ciosek, Tomialojć, 1982.

Dendrocopos medius × D. major
Dendrocopos syriacus × D. assimilis; D. major
Dendropicos goerthae — Серый дятел
× Dendropicos spodocephalus — Сероголовый дятел
Африка. Парапатрия — семисимпатрия. Случайная Гб. Аллобиотопичны в зонах вторичного контакта (например, в Руанде). Известно не менее 10 Г. Prigogine, 1983.

Dendropicos griseocephalus — см. Dendropicos spodocephalus
Dendropicos spodocephalus × D. goerthae
Melanerpes aurifrons — Золотолобый дятел
× Melanerpes carolinus — Краснобрюхий дятел
Сев. Америка. Семисимпатрия (шт. Техас, Оклахома). Регулярная Гб. Виды различаются концентрацией 2 аллелей, относящихся к 2 (из 6 исследованных) полиморфным локусам. Среди самок выявленные Г составляют 7,5 %, среди самцов — 15,2 % смешанной популяции. Ранее Гб не отмечалась или считалась случайной. Зона симпатрии увеличивается. Selander, Giller, 1963; Rising, 1983a; Smith, 1987.

× Melanerpes hoffmannii — Дятел Гофмана
Неогея. Парапатрия (Гондурас). Случайная Гб (?). Short, 1982.
× Melanerpes uropygialis — Ящеричный дятел
Неогея. Семисимпатрия (Мексика). Ограниченная Гб. Г составляют до 5 % смешанной популяции. Среди них есть особи обоих полов. Selander, Giller, 1963; Short, 1982.

Melanerpes carolinus × M. aurifrons
Melanerpes hoffmannii × M. aurifrons
Melanerpes uropygialis × M. aurifrons
Picoides nuttallii — Дятел Наттела
× Picoides pubescens — Пушистый дятел
Сев. Америка. Семисимпатрия. Случайная Гб. Описано 3 Г (самец и 2 самки). Short, 1971.

× Picoides scalaris — Мексиканский дятел *
Сев. и Центр. Америка. Парапатрия — семисимпатрия. Ограниченная Гб. Частичная аллобиотопия в зоне перекрывания ареалов (160 × 40 км) на С. Калифорнийского п-ова. Моторика демонстративного поведения единообразна для обоих видов. Вокализация различается. 8 Г (из них 3 самки) рассматриваются как особи F_1, 36 (18 самок) — как баккросы и потомки пар Г × Г. Интрогрессия ответственна за 10—30 % изменчивости в аллопатрических популяциях. Предполагается смещение признаков у P. nuttallii. Short, 1971.

Picoides pubescens × P. nuttallii
Picoides scalaris — Мексиканский дятел × P. nuttallii
× Picoides villosus — Волосатый дятел
Сев. и Центр. Америка. Симпатрия. Случайная Гб. Известен Г (самка) из Мексики. Short, 1971.

Picoides villosus × P. scalaris
Picus canus — Седой дятел

× Picus viridis — Зеленый дятел

Евразия. Семисимпатрия (Европа). Случайная Г. Известен Г (самец) из Скандинавии. Gray, 1958.

Picus viridis × P. canus

Sphyrapicus nuchalis — Красношапочный сокоед

× Sphyrapicus ruber — Красногрудый сокоед *

Сев. Америка. Парапатрия — семисимпатрия. Ограниченная (интрогрессивная?) Гб. Генетическая дистанция (0,004) соответствует таковой между типичными подвидами, хотя S. nuchalis и S. ruber резко различаются окраской и степенью развития полового дихроматизма. В области краевых перекрываний ареалов наблюдается ассортативное скрещивание. Анализ состава пар базируется на диагностике «чистых» и «Г» особей по фенотипам и потому сугубо ориентировочен. По этим данным конспецифические пары составляют 75,8 %, смешанные — 6,2 %, баккросы с участием Г F_1 — 16,6 %, Г × Г — 1,4 %. Плодовитость и жизнеспособность Г F_1 не отличается от нормы. При этом предполагается существование отбора против Г F_2. Фенотипические Г составляют 9,7 % смешанной популяции. Howell, 1952; Scott et al., 1976; Johnson, Zink, 1983; Ratti, 1984; Johnson, Johnson, 1985.

× Sphyrapicus thyroideus — Сокоед Уильямсона

Сев. Америка. Семисимпатрия. Случайная Гб. Известно 2 Г. Short, Morony, 1970.

Sphyrapicus ruber — Красногрудый сокоед × S. nuchalis;

× Sphyrapicus varius — Желтобрюхий сокоед *

Сев. Америка. Парапатрия. Случайная Гб. Описано 2 Г. Howell, 1952.

Sphyrapicus thyroideus × S. nuchalis

Sphyrapicus varius × S. ruber

Sphyrapicus varius nuchalis — см. Sphyrapicus nuchalis

ОТРЯД PASSERIFORMES — ВОРОБЬИНООБРАЗНЫЕ

ПОДОТРЯД TYRANNI — КРИЧАЩИЕ ВОРОБЬИНЫЕ

НАДСЕМ. TYRANNOIDEA — ТИРАННОВЫЕ

СЕМ. PIPRIDAE — МАНАКИНОВЫЕ

Heterocercus lineatus — Огненноголовый манакин

× Pipra aureola — Розовохохлый манакин

Южн. Америка. Симпатрия. Случайная Гб. Г самец описан как «Heterocercus luteocephalus». Parkes, 1961.

Manacus candei — Блистательный манакин

× Manacus vitellinus — Златоожереловый манакин

Южн. и Центр. Америка. Парапатрия (Гондурас). Интрогрессивная Гб. В Коста-Рике и Панаме гибридогенная форма M. v. cerritus. Haffer, 1967.

Manacus manacus — Черно-белый манакин

× Manacus vitellinus — Златоожереловый манакин *

Южн. Америка. Парапатрия (Колумбия). Интрогрессивная Гб. Зона Гб вдоль сев. и зап. склонов Анд. Самцы формируют смешанные тока. Брачное поведение различается в деталях. Haffer, 1967.

× Pipra erythrocephala — Золотоголовый манакин

Центр. и Южн. Америка. Семисимпатрия. Случайная Гб. Самцы этих видов иногда формируют совместные тока. Наблюдали демонстрации самца

M. manacus перед самкой P. erythrocephala. Г самец описан как «Chiromachaeris coronata». Parkes, 1961.

× Teleonema filicauda — Тонкохвостый манакин
Центр. и Южн. Америка. Семисимпатрия. Случайная Гб. Известен 1 Г (самец). Parkes, 1961.

Manacus vitellinus × M. candei; M. manacus
Pipra aureola — Розовохохлый манакин × Heterocercus lineatus;
× Teleonema filicauda — Тонкохвостый манакин
Южн. Америка. Симпатрия. Случайная Гб. Г описан как «Pipra heterocerca» (возможно P. fasciicauda × T. filicauda). Parkes, 1961.

Pipra erythrocephala × Manacus manacus;
Teleonema filicauda × Manacus manacus; Pipra aureola

СЕМ. TYRANNIDAE — ТИРАННОВЫЕ

Contopus musicus — Большой пиви
× Contopus sordidulus — Западный лесной пиви.
Сев. и Центр. Америка. Семисимпатрия. Случайная Гб. Предполагаемый Г из Мексики. Phillips, Short, 1968.

Contopus pertinax — см. Contopus musicus
Contopus sordidulus — Западный лесной пиви × C. musicus
× Contopus virens — Восточный лесной пиви *
Сев. и Центр. Америка. Семисимпатрия (центр южн. Канады, центр. США). Ограниченная Гб (?). Мнения разноречивы. Допускается возможность Гб в шт. Канзас. Выявление Г весьма затруднительно из-за большого сходства этих видов-двойников. Barlow, Rising, 1965; Rising, Schueler, 1980; Rising, 1983a.

× Empidonax traillii — Мухолов Трейла
Сев. Америка. Семисимпатрия (З. континента). Случайная Гб. Г добыт в шт. Айдахо. Short, Burleigh, 1965.

Contopus virens × C. sordidulus
Elaenia albiceps — Белохохлая эления
× Elaenia parvirostris — Короткоклювая эления
Южн. Америка. Семисимпатрия. Изоляция — регулярная Гб. Формы связаны с разными высотными поясами. Они различаются размерами, формулой крыла, окраской и особенностями гнездостроения. В Аргентине занимают перекрывающиеся местообитания, не гибридизируют. В южн. Боливии локальная зона Гб (из 13 добытых экземпляров 5 могут быть Г). Traylor, 1982.

Elaenia parvirostris × E. albiceps
Empidonax difficilis — Западный мухолов
× Empidonax hellmayer — Мухолов Хилмайера *
Сев. Америка. Семисимпатрия (Сев. Калифорния). Регулярная Гб (?). «Мегаподвиды». Ratti, 1984.

Empidonax hammondi — Мухолов Хеммонда
× Empidonax oberholseri — Темный мухолов
Сев. Америка. Симпатрия. Случайная Гб. Виды-двойники. Описан 1 Г. Phillips, 1966.

Empidonax hellmayer × E. difficilis

Empidonax oberholseri — Темный мухолов × E. hammondi;
× Empidonax wrightii — Серый мухолов.
Сев. Америка. Семисимпатрия. Случайная Гб (?). Виды-двойники. Предположительный Г. из Мексики. Phillips, 1966.

Empidonax traillii × Contopus sordidulus
Empidonax wrightii × E. oberholseri
Empidonomus varius — Изменчивый мухолов
× Tyrannus melancholicus — Тропическая королевская птица
Южн. и Центр. Америка. Семисимпатрия. Случайная Гб. Г описан по музейному экземпляру как «T. apolites» (Бразилия). Meise, 1975.

Legatus varius — см. Empidonomus varius
Muscivora forticata — Вилохвостый мухолов
× Tyrannus verticalis — Западный мухолов
Сев. Америка. Семисимпатрия. Случайная Гб. Незавершенная попытка гнездования самца Г в паре с самкой T. verticalis в регионе, где M. forticata очень редок. Самец не принимал участия в гнездостроении и исчез на 7-й день после начала насиживания. Вскоре самка приступила к гнездованию с конспецифическим партнером. Песня Г промежуточна. Davis, Webster, 1970.

Sublegatus arenarum — см. Sublegatus obscurior
Sublegatus modestus — Кустарниковый мухолов
× Sublegatus obscurior — Скромный мухолов *
Южн. Америка. Парапатрия. Изоляция — широкая Гб. Симпатричны в южн. Перу; промежуточная гибридная популяция по среднему течению Амазонки. Traylor, 1982.

Sublegatus obscurior × S. modestus
Suiriri affinis — Северный суирири *
× Suiriri suiriri — Южный суирири
Южн. Америка. Парапатрия. Широкая Гб. Traylor, 1982.

Suiriri suiriri × S. affinis
Tyrannus melancholicus × Empidonomus varius
Tyrannus tyrannus — Восточный мухолов
× Tyrannus verticalis — Западный мухолов
Сев. Америка. Семисимпатрия. Случайная Гб (?). При выводке молодых типа T. tyrannus наблюдали 2 взрослых особей названных видов. Thompson, 1965.

Tyrannus verticalis × Muscivora forticata; Tyrannus tyrannus

СЕМ. PITTIDAE — ПИТТОВЫЕ

Pitta angolensis — Ангольская питта
× Pitta reichenowi — Питта Рейхенова *
Африка. Парапатрия — семисимпатрия. Ограниченная Гб. Известно несколько Г из Камеруна. Prigogine, 1984.

Pitta reichenowi × P. angolensis

ПОДОТРЯД PASSERES — ПЕВЧИЕ ВОРОБЬИНЫЕ

СЕМ. ALAUDIDAE — ЖАВОРОНКОВЫЕ

Alauda arvensis — Полевой жаворонок

× Alauda japonica — Японский жаворонок *
Евразия. Семисимпатрия (Сахалин, Курильские и Японские о-ва). Случайная Гб (?). Kuroda, 1953, цит. по: Степанян, 1983.

Alauda japonica × A. arvensis
Mirafra africana — Коричневоголовый жаворонок
× Mirafra hypermetra — Краснокрылый кустарниковый жаворонок
Африка. Семисимпатрия. Случайная Гб. Prigogine, 1984.

Mirafra hypermetra × M. africana

СЕМ. HIRUNDINIDAE — ЛАСТОЧКОВЫЕ

Delichon urbica — Городская ласточка
× Hirundo rustica — Деревенская ласточка
Евразия, сев. Африка, Сев. Америка. Семисимпатрия (Евразия, Сев. Африка). Случайная Гб. Мы располагаем сведениями более чем о 50 Г. С 1825 по 1898 г. они упоминались в литературе 9 раз, с 1927 по 1958 г. — 14 раз, с 1959 по 1985 г. — 31 раз. Г отмечались в Скандинавии и Финляндии (8), в Великобритании (не менее 9), в Бельгии и Нидерландах (5), в Центр. Европе (25, из них 19 в ФРГ и ГДР), в Италии и Испании (2), на о. Мальта (1), а также на зимовках в Африке (2: Кения, Уганда). Наблюдали копуляцию самца D. urbica с самкой H. rustica. У Г самки преобладали морфологические признаки H. rustica и поведенческие D. urbica, гонады недоразвиты. В Бельгии в один год отмечено 2 последовательных гнездования самца Г с самкой H. rustica (первое гнездование — 2 взрослых птенца и 3 неоплодотворенных яйца; второе — вылетели 4 птенца). Предполагают, что все птенцы — потомки от внебрачных копуляций самки с конспецифическим самцом из соседней пары H. rustica. Gray, 1958; Ferians, Brlek, 1974; Vansteenwegen, 1981; Stephenson, Dorman, 1982; Menzel, 1984.

× Riparia riparia — Береговая ласточка
Евразия, сев. Африка, Сев. Америка. Симпатрия. Случайная Гб. Известен Г из Европы. Myrbach, 1975.

Hirundo fuligula — Африканская скальная ласточка
× Hirundo fusciventris — Коричневобрюхая ласточка
Африка. Парапатрия (Зимбабве). Регулярная Гб («megasubspecies»). Хорошо различаются размерами. Prigogine, 1984.

Hirundo fulva — см. Petrochelidon fulva
Hirundo fusciventris × H. fuligula
Hirundo rustica — Деревенская ласточка × Delichon urbica;
× Petrochelidon fulva — Пещерная ласточка
Евразия, сев. Африка, Сев. и Центр. Америка. Семисимпатрия (Ю. Сев. Америки). Случайная Гб. Совместно гнездятся в сооружениях человека (кульверты под шоссе), куда P. fulva в последние годы проникает вторично. С 1973 по 1977 г. в ю.-з. Техасе в таких местах найдено 12 гнезд, в которых среди птенцов были Г (морфологический и биохимический анализ). В одном случае гнездо принадлежало смешанной паре, в 7 случаях — парам H. rustica, в 4 случаях видовая принадлежность родителей не установлена (H. rustica × P. fulva или H. rustica × P. pyrrhonota). Среди 14 птенцов-Г 7 были достоверно потомками от скрещиваний H. rustica × P. fulva. Все гнезда содержали по 4—6 яиц, в большинстве случаев птенцы Г находились в гнездах вместе с птенцами H. rustica. Причины

Гб — внебрачные копуляции самок H. rustica, а также возможность появления смешанных кладок из-за переадресованного импринтинга. Наблюдается увеличение случаев Гб, но доля Г в популяции невелика (ежегодно отмечают около 5 особей). Martin, Selander, 1975; Martin, 1980, 1982; Hubbard, 1983; Huels, 1985.

× Petrochelidon pyrrhonota — Скальная ласточка

Евразия, сев. Африка, Сев. и Центр. Америка. Семисимпатрия (Ю. Сев. Америки). Случайная Гб. Наблюдали Г самку в паре с самцом H. rustica. Птицы строили гнездо, самка находилась в состоянии готовности к яйцекладке. Описаны 2 Г (см. также выше — H. rustica × P. fulva). Trotter, 1978; Huels, 1985.

Iridoprocne bicolor — Древесная ласточка

× Petrochelidon pyrrhonota — Скальная ласточка

Сев. Америка. Семисимпатрия. Случайная Гб. Известен 1 Г. Gray, 1958.

Petrochelidon fulva — Пещерная ласточка × Hirundo rustica;

× Petrochelidon pyrrhonota — Скальная ласточка

Сев. Америка. Семисимпатрия. Случайная Гб. Самец из пары P. pyrrhonota, гнездившийса в колонии P. fulva, на следующий год находился во временных парах с 2—3 самками последнего вида. Окончательно сформировавшаяся смешанная пара приступила к гнездованию. Позже родители исчезли, под гнездом найдены 2 мертвых птенца. Huels, 1985.

Petrochelidon pyrrhonota × Hirundo rustica; Iridoprocne bicolor; Petrochelidon fulva

Ptyonoprogne fuligula — см. Hirundo fuligula

Ptyonoprogne obsoleta — см. Hirundo fusciventris

Riparia riparia × Delichon urbica

СЕМ. DICRURIDAE — ДРОНГОВЫЕ

Dicrurus adsimilis — Вилохвостый дронго

× Dicrurus modestus — Тусклый дронго *

Африка. Парапатрия. Широкая Гб. Гибридная зона в Анголе. Гибридогенная форма D. m. atacus на Ю. зап. Африки (Сьерра-Леоне — Нигерия). Meise, 1975.

Dicrurus modestus × D. adsimilis

СЕМ. ORIOLIDAE — ИВОЛГОВЫЕ

Oriolus larvatus — Черноголовая иволга

× Oriolus percivali — Чернохвостая иволга *

Африка. Семисимпатрия (центр. Экваториальная Африка). Изоляция — широкая Гб. Исходно аллобиотопичны, местами репродуктивно изолированы (Заир, Руанда, Уганда и др.). В антропогенных ландшафтах Кении соотношение фенотипов larvatus : Г : percivali равно 46—48 : 39—42 : 10—15. Prigogine, 1978, 1984.

Oriolus percivali × O. larvatus

Sphecotheres flaviventris — Желтобрюхая фикусовая птица

× Sphecotheres vieilloti — Зеленая фикусовая птица Виелота *

Австралия, Новая Гвинея. Семисимпатрия (вост. Австралия). Широкая Гб. Г преобладают в числе над родительскими формами, различающимися размерами и окраской, в широкой гибридной зоне длиной свыше 500 км. Beland, 1977; Ford, 1984.

Sphecotheres vieilloti × S. flaviventris

СЕМ. CORVIDAE — ВОРОНОВЫЕ

Calocitta formosa — Мексиканская сойка
× Psilorhinus mexicanus — Бурая сойка
Мексика, Центр. Америка. Симпатрия. Случайная Гб. Известен 1 Г из Мексики. Gray, 1958.

Coloeus dauuricus — Даурская галка *
× Coloeus monedula — Галка
Евразия, сев. Африка. Семисимпатрия (Ю. Средней Сибири, южн. Алтай, Монголия). Регулярная Гб. Среди 93 экз. из зоны симпатрии 8 (8,6 %) с фенотипами Г. В Чуйской степи, где преобладает C. dauuricus, нередки смешанные пары и Г, уклоняющиеся в основном в сторону последнего вида. Г отмечаются на зимовках в ю.-в. Казахстане. Шнитников, 1949; Нечаев, 1975; Piechocki et al., 1982; Нейфельдт, 1986.

Coloeus monedula × C. dauuricus
Corvus albicollis — Белошейный ворон
× Corvus albus — Пестрая ворона
Африка, Мадагаскар. Семисимпатрия (вост. и южн. Африка). Случайная Гб (?). Попытка гнездования смешанной пары. Grobler, 1974.

Corvus albus — Пестрая ворона × C. albicollis;
× Corvus edithae — Сомалийская ворона
Африка, Мадагаскар. Семисимпатрия (Эфиопия, Сомали). Регулярная Гб («ложный полиморфизм»). Наблюдали гнездование на протяжении 3 лет самки Г в паре с самцом edithae. Птенцы имели промежуточную окраску, уклоняясь в сторону edithae. Г известны из Эритреи, южн. Эфиопии и Сомали. Blair, 1961; Meise, 1975; Åsb, 1983; Goodwin, 1986.

Corvus brachyrhynchos — Северо-западная ворона *
× Corvus caurinus — Американская ворона
Сев. Америка. Парапатрия — семисимпатрия (ю.-з. Канада, С.-З. США). Регулярная Гб. Заметные различия в размерах и в вокализации. Популяции из зоны контакта (например, на С.-З. шт. Вашингтон) характеризуются промежуточными звуковыми сигналами. Johnston, 1961 (цит. по: Ratti, 1984).

Corvus caurinus × C. brachyrhynchos
Corvus corax — Ворон
× Corvus ruficollis — Пустынный ворон
Евразия, сев. Африка. Семисимпатрия (Передняя Азия, с.-з. Индия). Случайная (?) Гб. 2 предположительных Г (♂, sex?) из Белуджистана (Пакистан) и Афганистана. В этом регионе конвергенция признаков C. c. laurencia и C. ruficollis. Аллобиотопия, экологическая изоляция. Meinertzhagen, 1926; Goodwin, 1986 (см. также: Степанян, 1983).

Corvus cornix — Серая ворона *
× Corvus corone — Европейская черная ворона
Евразия. Парапатрия — семисимпатрия. Интрогрессивная Гб. Гибридная зона шириной от 55 до 100 км пересекает Европу с С. на Ю. (примерно между 12° и 15° з. д.) от Мекленбургской бухты Балтийского моря до вост. Альп, а отсюда тянется на З., следуя Альпийским горам и огибая их с З. На Британских о-вах пересекает в широтном направлении Шотландию. При визуальных учетах на материке смешанные пары составляют 13—36 %, но при анализе коллекционных экземпляров оказывается, что по крайней мере в центре гибридной зоны практически все особи имеют

гибридное происхождение. В ГДР (край зоны Гб, обращенный к ареалу C. cornix), соотношение фенотипов cornix : Г : corone равно 40,3 : 58,4 : 1,3 (n=221). В с.-в. Шотландии, напротив, популяция состоит только из «corone» и Г (68 : 32). В потомстве пар «corone» × «corone» 38 % составляют гибридные фенотипы; у пар, в которых по крайней мере один из родителей Г, в потомстве 21 % «corone». Как и на материке, ассортативность скрещиваний отсутствует. Нет различий в репродуктивном успехе пар с разным составом родителей и в выживаемости молодняка из семей разного фенотипического состава в период до начала распадения выводков (сентябрь). Гибридная зона в Шотландии смещается к С., в направлении ареала C. cornix. На материке уже в 50—60 км от края зоны Гб полностью доминирует одна из форм, смешанные пары отсутствуют (в ГДР у г. Рашау 97 % corone, 3 % cornix). Вместе с тем Г попадаются далеко за пределами зоны Гб (Франция, Италия, Польша, Венгрия), смешанную пару наблюдали в Швеции. Meise, 1928; Bahrmann, 1960; Fimagalli, 1973; Bechtold, 1975; Nothdurft, 1976; Picozzi, 1976; Schylter, 1978; Sueur, 1981; Lewartowski, Winiecki, 1984; Oeser, 1986.

× Corvus (corone?) orientalis — Восточная черная ворона *

Евразия. Парапатрия. Интрогрессивная Гб. Гибридная зона проходит почти в долготном направлении по долине р. Енисей, пересекает верховья рек Обь и Черный Иртыш в с.-з. Алтае и у его зап. предгорий, откуда тянется в широтном направлении по степям Казахстана до с.-в. Приаралья. У ю.-з. пределов своего распространения C. corone orientalis широко гибридизирует с C. cornix в Афганистане и, возможно, в вост. Иране. В области водораздела между бассейнами верхнего Енисея и Оби к З. от Красноярска ширина зоны Гб составляет 130—150 км. У вост. края зоны Гб (западнее Агинска) популяция состоит из orientalis и Г (96 : 4), у зап. края (Мариинск) — из corone sharpii и Г (95 : 5). Максимальная концентрация фенотипических Г на отрезке Итат — Тяжин, где соотношение orientalis : Г : sharpii равно 48 : 32 : 20. Птенцы с фенотипами Г выщепляются в «конспецифических» парах, состоящих из фенотипически «чистых» особей. Г изредка встречаются и за пределами зоны Гб. Данных в пользу отбора против Г не обнаружено. Крюков, Блинов, 1986.

Обратите внимание, что рассмотренная гибридная зона заметно шире зоны Гб cornix × corone в Европе.

Corvus corone × C. cornix
Corvus (corone?) orientalis × C. cornix
Corvus edithae × C. albus
Corvus ruficollis × C. corax
Corvus ruficollis edithae — см. Corvus edithae
Cyanocitta cristata — Голубая сойка
× Cyanocitta stelleri — Сойка Стеллера

Сев. и Центр. Америка. Семисимпатрия (шт. Колорадо, Техас). Ограниченная Гб. Узкая зона симпатрии расширяется в связи с расселением C. cristata к В. Изначально связаны с разными типами лесных местообитаний. Известны 4 Г и выводок из 3 птенцов от пары Г × C. stelleri. Rising, 1983a.

Cyanocitta stelleri × C. cristata
Cyanocorax chrysops — Плюшеголовая сойка
× Cyanocorax cyanopogon — Белозатылочная сойка

Южн. Америка. Парапатрия. Случайная Гб. Известен Г из сев. Аргентины. Goodwin, 1986.

Cyanocorax cyanopogon × C. chrysops
Psilorhinus mexicanus × Calocitta formosa
Pyrrhocorax graculus — Альпийская галка
× Pyrrhocorax pyrrhocorax — Клушица
Старый Свет. Семисимпатрия (Средиземноморье, Центр. Азия). Случайная Гб. Г, жившего в стае P. graculus, наблюдали несколько лет в Швейцарских Альпах, где P. pyrrhocorax редка. Г, полученные в неволе, обладают акустическими репертуарами обоих видов. Mattes, Bürki, 1979; Sitasuwan, Thaler, 1985.

Pyrrhocorax pyrrhocorax × P. graculus

СЕМ. CRACTICIDAE — ФЛЕЙТОВЫЕ ПТИЦЫ

Gymnorhina dorsalis — Западная сорока
× Gymnorhina tibicen — Черноспинная сорока
Австралия. Семисимпатрия. Случайная Гб. 2 Г (самец и самка) из зап. Австралии. Эти экземпляры могут быть также продуктом Гб между G. tibicen и G. hypoleuca или же всех 3 форм. Black, Ford, 1982.

Gymnorhina hypoleuca — Белоспинная сорока *
× Gymnorhina tibicen — Черноспинная сорока
Австралия. Семисимпатрия — парапатрия. Изоляция (?) — интрогрессивная Гб. Не гибридизируют в зоне симпатрии в центр. Австралии. На Ю.-В. континента парапатрическая гибридная зона шириной от 150 до 300 км (включая зону явной интрогрессии). Концентрация фенотипических Г максимальна (60—70 %) ближе к ареалу G. hypoleuca. Интрогрессия прослеживается дальше (до 200 км) в ареале G. tibicen, чем в ареале G. hypoleuca (35 км). Оба вида интродуцированы в Новую Зеландию и гибридизируют здесь. Burton, Martin, 1976.

Gymnorhina tibicen × G. dorsalis; G. hypoleuca

СЕМ. PTILONORHYNCHIDAE — БЕСЕДКОВЫЕ ПТИЦЫ

Ptilonorhynchus violaceus — Атласный шалашник
× Sericulus chrysocephalus — Шалашник-регент
Австралия. Семисимпатрия. Случайная Гб. Известен 1 Г («P. rawnsleyi»). Gray, 1958.

Sericulus chrysocephalus × Ptilonorhynchus violaceus

СЕМ. PARADISAEIDAE — РАЙСКИЕ ПТИЦЫ

Около 40 видов, обитающих преимущественно на о. Новая Гвинея (несколько в Австралии). В условиях симпатрии пространственная сегрегация видов во многих случаях обеспечивается их привязанностью к разным высотным поясам. Гб, как правило, относится к категории случайной. Виды, между которыми имеет место эпизодическая Гб, резко различаются внешним обликом и демонстративным поведением (см.: Mayr, 1945). Г промежуточны по внешней морфологии и первоначально описывались под самостоятельными видовыми названиями (см.: Gray, 1958). Данные о Г обобщены Е. Штреземаном (Stresemann, 1930) и позже ревизованы Е. Фаллером (Fuller, 1979).

В приводимом ниже перечне без ссылок на авторов приводятся данные из сводки А. Грей (Gray, 1958). Из этой работы нами заимствованы только сведения о межвидовой Гб (не упоминаются Г между подвидами, даже если последние хорошо дифференцированы). Данные о числе Г приводятся в тех случаях, когда их описано больше 1—2.

Astrapia mayeri — Лентохвостая райская птица
× Astrapia stephaniae — Синеухая райская птица
Аллопатрия (центр. Новая Гвинея). Ареалы видов разделены дистанцией около 25 км. Гибридные популяции на краю ареала A. mayeri (около 25 км в глубину этого ареала). Г описан как «Astrarchia barnesi». Mayr, Gilliard, 1952a.

Astrapia nigra — Длиннохвостая райская птица
× Epimachus fastuosus — Большая серпоклювая птица
Известно 3 Г. Stresemann, 1930.

Astrapia stephaniae × A. mayeri

Cicinnurus regius — Королевская райская птица
× Diphyllodes magnificus — Великолепная райская птица
Известно 15 Г. Stresemann, 1930.

Craspedophora magnifica — Райская птица-стрелок
× Lophorhina superba — Роскошная райская птица
× Paradisaea minor — Малая райская птйца
× Seleucides ignotus — Двенадцатиплюмажная райская птица
Описано 9 Г. Stresemann, 1930.

Diphyllodes magnificus — Великолепная райская птица × Cicinnurus regius;
× Lophorina superba — Роскошная райская птица
Известно 3 Г. Stresemann, 1930.
× Paradisaea minor — Малая райская птица

Epimachus fastuosus — Большая серпоклювая райская птица × Astrapia nigra;
× Paradigalla carunculata — Бородатая райская птица

Lophorina superba — Роскошная райская птица × Craspedophora magnifica; Diphyllodes magnificus;
× Paradigalla carunculata — Бородатая райская птица
× Parotia sefilata — Шестиплюмажная райская птица

Paradigalla carunculata — Бородатая райская птица × Epimachus fastuosus; Lophorina superba;
× Parotia sefilata — Шестиплюмажная райская птица

Paradisaea apoda — Большая райская птица
× Paradisaea guilielmi — Императорская райская птица
Описано 5 Г. Stresemann, 1930.
× Paradisaea minor — Малая райская птица
В зоне контакта форм P. a. augustaevictoriae и P. m. finschi (С.-В. Новой Гвинеи) регулярная Гб (гибридный фенотип «mixta»). Meise, 1975.
× Paradisaea rudolphi — Голубая райская птица. Wolters, 1982.

Paradisae guilielmi — Императорская райская птица × P. apoda;
× Paradisaea minor — Малая райская птица

Paradisaea minor — Малая райская птица × Craspedophora magnifica; Diphyllodes magnificus; Paradisaea apoda; P. guilielmi;
× Seleucides ignotus — Двенадцатиплюмажная райская птица

Parotia sefilata × Lophorina superba; Paradigalla carunculata
Ptiloris magnifica — см. Craspedophora magnifica
Seleucides ignotus × Craspedophora magnifica; Paradisaea minor;
Seleucides nigricans, S. melanoleuca — см. Seleucides ignotus

СЕМ. PARIDAE — СИНИЦЕВЫЕ

Parus ater — Московка, Черная синица
× Parus cristatus — Хохлатая синица
Евразия, сев. Африка. Семисимпатрия (Европа). Случайная Гб. Известен 1 Г из Франции. Tricot, 1967.

× Parus melanolophus — Чернохохлая синица *
Евразия, сев. Африка. Парапатрия (высокогорья Гималаев: Непал). Ограниченная (?) Гб. Описаны 2 гибридные популяции, разделенные дистанцией около 100 км. В одной из них преобладают признаки P. ater, в другой — P. melanolophus. Песни этих форм очень сходны, окраска различна. Diesselhorst, Marthens, 1972; Martens, 1975.

× Parus montanus — Пухляк
Евразия, Сев. Африка. Симпатрия (Евразия). Случайная Гб. Известен Г из Финляндии. В Швейцарии наблюдали смешанную кладку в гнезде P. montanus. Благополучно вылетели по 4 птенца каждого вида. Hilden, 1983; Mattos, Bürkli, 1986.

Parus atricapillus — Черноголовая гаичка
× Parus bicolor — Американская хохлатая синица
Сев. Америка. Семисимпатрия. Случайная Гб. Один предположительный Г. Gray, 1958.

× Parus carolinensis — Каролинская гаичка
Сев. Америка. Семисимпатрия (центр. и вост. р-ны США). Ограниченная-широкая Гб. В вост. части зоны перекрывания ареалов обычно биотопически разграничены по высотным поясам. Полуизолированные гибридные популяции формируются в результате проникновения высокогорной P. atricapillus в местообитания P. carolinensis (Аппалачские горы: Ю. шт. Виргинии, Сев. Каролина). Широко гибридизируют в лесах низкогорий в зап. части плато Озарк (Ю.-З. шт. Миссури). Ограниченная (?) Гб на Ю.-В. шт. Канзас. Песни хорошо различаются, в зонах Гб имеют промежуточный характер. Мнение о пониженном успехе Г не подтвердилось. Генетическая дистанция по Нею 0,001. Tanner, 1952; Johnston, 1971; Rising, 1968, 1983a; Braun, Robbins, 1986; Robbins et al., 1986.

× Parus gambeli — Горная гаичка
Сев. Америка. Семисимпатрия (Ю.-З. Канады, зап. США). Регулярная Гб. Широко гибридизируют по долине р. Рио-Гранде (шт. Техас, Нью-Мексико). Генетическая дистанция по Нею 0,065. Howe, 1985; Braun, Robbins, 1986.

Parus atricristatus — Чернохохлая синица *
× Parus bicolor — Американская хохлатая синица
Сев. Америка. Парапатрия. Интрогрессивная Гб. Гибридная зона в области 97—98° з. д. (шт. Техас, Оклахома), шириной 40—50 км. Вторичный контакт обязан расширению ареала P. atricristatus к С., начавшемуся с потеплением климата в конце 80-х гг. XIX в. и продолжающемуся в настоящее время. Экспансия P. atricristatus сопровождается отступанием второго вида и сдвигом гибридной зоны к В. и С. Ассортативность скре-

щиваний отсутствует, Г обычны. Родительские формы различаются размерами (длина крыла atricristatus 68—72 мм, bicolor — 71—81 мм), длиной клюва и хохла, окраской, а также этологически (по звучанию позывок, в меньшей степени — песен) и экологически. Обнаружены существенные различия по 5 из 36 исследованных локусов. Генетическая дистанция по Нею составляет 0,063. Ориентировочное время дивергенции в условиях аллопатрии около 240 000 лет. Dixon, 1955; Rising, 1983a; Braun et al., 1984.

Parus bicolor × P. atricapillus; P. atricristatus; P. gambeli
Parus bokharensis — Бухарская синица *
× Parus major major — Европейская большая синица
Евразия, сев. Африка. Аллопатрия, парапатрия. Аллопатричны в Арало-Каспийском бассейне. Ареалы сближаются на Ю.-В. Казахстана (Семиречье). Парапатрия в ю.-з. Монголии, где в долине р. Булган-гол (ю.-з. предгорье Монгольского Алтая) добыто 6 Г. Из них 3 самца имели сильно увеличенные гонады, 1 самка — яйцо в яйцеводе, другая — наседное пятно. Вокальные сигналы большой и бухарской синиц хорошо различаются. Eck, Piechocki, 1977; Piechocki et al., 1982; См. также: Степанян, 1983.

Parus caeruleus — Лазоревка
× Parus cyanus — Белая лазоревка
Евразия, сев. Африка. Семисимпатрия. Регулярная (?) Гб. Зона симпатрии охватывает бассейны среднего и верхнего течения Волги и бассейн Камы. Наблюдалась экспансия P. cyanus к З. в 70-х—80-х гг. XIX в., когда Г «P. pleskei» регулярно отмечались в Ленинградской, Вологодской, Московской, Ярославской, Владимирской и Чкаловской областях. Позже они стали редкостью, что обязано, вероятно, резкому снижению численности гнездящихся P. cyanus. Зимовки P. cyanus расположены западнее ее гнездового ареала; часть особей на весеннем пролете задерживается в ареале P. caeruleus, гибридизируя с ними. Г участвуют в размножении. Г («pleskei») добыт в декабре близ Льежа (Бельгия). Другую особь с таким фенотипом наблюдали в Польше. Доманевский, 1915; Плеске, 1916; Meise, 1975; Holynski, 1975; Potvliege, 1979.

× Parus major — Большая синица
Евразия, сев. Африка. Семисимпатрия. Случайная Гб. Предположительного Г наблюдали во Франции. Мог быть Г и аберрантный экземпляр P. major, описанный Г. В. Лоудоном (1917). Godin, 1974(75).

Parus carolinensis × P. atricapillus
Parus cinctus — Сероголовая гаичка
× Parus hudsonicus — Северная гаичка
С. Голарктики. Семисимпатрия (Аляска). Случайная Гб. Miller, 1943.

× Parus montanus — Пухляк
Евразия, Аляска. Семисимпатрия (С. Евразии). Случайная Гб. В сев. Финляндии в 2 регионах с низкой плотностью обоих видов в 1984—1987 гг. описано 3 случая Гб и поймано несколько Г. У 2 смешанных пар (оба варианта скрещиваний) гнездование неудачное (кладка из 2 яиц брошена, поскольку самец не кормил самку; в кладке из 1 яйца вылупился птенец, погибший через неделю). Трио, состоявшее из самцов обоих видов и самки P. cinctus (ее возраст 4 года), имело кладку из 9 яиц. Все 3 птицы кормили птенцов. Вылетело 6 молодых с фенотипом cinctus и 1 с фенотипом montanus. В СССР в кладке смешанной пары (самец P. montanus) было 9 яиц.

Один из потомков пары жил в неволе 2 года. Он имел промежуточную окраску, позывки cinctus и песню montanus. Hilden, Ketola, 1985; Järvinen et al., Järvinen, 1986; Шутова, 1986.

Parus cinereus — Серая синица *

× Parus major — Большая синица

Евразия, сев. Африка. Аллопатрия (парапатрия). Интрогрессивная Гб. Гибридогенный полиморфизм. Ареалы P. m. karelini (зап. и сев. Иран) и P. c. decolorans (сев. Афганистан) разделены ареалом P. (major) intermedius, полиморфной по окраске (Копетдаг). Доля особей с желтизной в окраске (признак P. major) клинально уменьшается с З. на В. Песня формы intermedius в целом соответствует песне major, но в направлении к В. в ней появляются элементы, характерные для cinereus. Гипотезе гибридогенного происхождения формы intermedius противопоставляется ряд других. Керимов, Формозов, 1985, 1986. См. также: Vaurie, 1950, 1959; Мищенко, 1982; Степанян, 1983.

× Parus minor — Белобрюхая синица *

Южн. и вост. Азия. Аллопатрия (парапатрия). Интрогрессивная Гб (?). Стабилизированная гибридная популяция commixtus на крайнем Ю.-В. Китая (к С. до 26° с. ш.) — между ареалом minor на З. и ю.-в. порцией ареала cinereus (о. Тайвань, Б. Зондские о-ва) на В. В зоне перекрывания commixtus и minor в материковых районах ю.-в. Китая они, в свою очередь, гибридизируют друг с другом. Ситуация требует дальнейшего изучения. Характер расположения ареала commixtus не противоречит гипотезе гибридогенного происхождения этой формы. Обзоры литературы см.: Назаренко, 1971; Степанян, 1983.

Parus cristatus — Хохлатая синица × P. ater;

× Parus montanus — Пухляк

Евразия. Семисимпатрия (Европа). Случайная Гб. Известно 2 Г. Pleske, 1887; Плеске, 1922.

× Parus palustris — Болотная (черноголовая) гаичка

Евразия. Семисимпатрия (Европа). Случайная Гб. Известен 1 Г. Gray, 1958.

Parus cyanus — Белая лазоревка × P. caeruleus;

× Parus flavipectus — Желтогрудая лазоревка *

Евразия. Семисимпатрия (Тянь-Шань). Широкая (ограниченная?) Гб. Узкая зона симпатрии охватывает Киргизский хребет и западную часть Внутреннего Тянь-Шаня (около 41° с. ш. и между 76° и 78° в. д. сведения крайне фрагментарны). В Киргизском хребте обе формы оседлы и симбиотопичны. Среди 14 экз. этого региона 7 имели фенотипы. Г. Кузнецов, 1962; Степанян, 1983.

× Parus palustris — Болотная гаичка

Евразия. Семисимпатрия. Случайная Гб. Известен 1 Г. Gray, 1958.

Parus flavipectus × P. cyanus

Parus gambeli × P. atricapillus

Parus hudsonicus × P. cinctus

Parus major — Большая синица × P. caeruleus; P. cinereus;

× Parus minor — Белобрюхая синица *

Евразия, сев. Африка. Парапатрия — семисимпатрия (Приамурье). Ограниченная Гб. Различаются особенностями вокализации и морфологией кариотипа, а также предпочитаемыми местообитаниями. P. major оседла,

P. minor перелетна (зимуют лишь единичные особи). В Еврейской АО (130—135° в. д.) P. minor minor (=«P. major wladiwostokensis») занимает леса долин и сопок, P. major kapustini гнездится только в поселках. Немногочисленные особи minor после прилета занимают вакантные территории в уже сформировавшихся гнездовых демах major. При этом возможны случаи Гб. В деме major из 10—11 пар за 3 года наблюдали 3 смешанные пары и 1 попытку ее формирования. Потомство смешанных пар развивается нормально. Г имеют позывки major, песня промежуточна. По окраске часть Г укладывается в спектр нормальной изменчивости minor. Изоляция обеспечивается в основном экологическими барьерами. Т. е. схема видообразованя у «больших синиц» по принципу кольцевых ареалов не подтверждается. Смиренский, 1977; Керимов, Формозов, 1986; см. также: Назаренко, 1971; Панов, 1973а; Степанян, 1983.

Parus melanolophus × P. ater
Parus minor × P. cinereus; P. major
Parus montanus — Пухляк × P. ater; P. cinctus; P. cristatus;
× Parus palustris — Болотная гаичка

Евразия. Семисимпатрия. Случайная Гб. В Бельгии (окрестности Гента) смешанная пара (самец P. montanus × самка P. palustris) сохраняла постоянство на протяжении 2 лет. В первый год птицы из 8 яиц вырастили 5 птенцов; на второй год 8 яиц дали 5 птенцов, позже погибших в гнезде. В этом регионе P. palustris редка. Гб описана также в ФРГ. Различия в системах вокализации значительны. В природе немногие самки P. palustris реагируют на проигрывание песен P. montanus. Самки P. montanus игнорируют песни другого вида. Dhondt, Huble, 1969; Romanowski, 1979; Löhrl, 1987.

× Parus varius — Тиссовая (японская синица)

Евразия. Семисимпатрия (Корея, Японские о-ва). Случайная Гб. Из Японии известно 6 Г. Один из них жил в неволе около 3 лет. Mishima, 1968.

Parus palustris × P. cristatus; P. cyanus; P. montanus
Parus varius × P. montanus

СЕМ. AEGITHALIDAE — ДЛИННОХВОСТЫЕ СИНИЦЫ

Psaltriparus melanotis — Черноухая кустарниковая синица *
× Psaltriparus minimus — Обыкновенная кустарниковая синица

Ю. Сев. Америки, Центр. Америка. Парапатрия — семисимпатрия. Интрогрессивная Гб. Гибридогенный полиморфизм. В центре гибридной зоны шириной от 50 до 300 км (с.-з. Мексика, ю.-в. Техас) соотношение фенотипов «minimus» : «Г» : «melanotis» среди взрослых самцов составляет 4 : 75 : 21 — 44 : 40 : 16. В тех же точках среди неполовозрелых самцов присутствуют только «Г» и «melanotis» — 43 : 57 — 50 : 50. Все взрослые самки имеют фенотип «minimus», а среди неполовозрелых самок полностью преобладают «minimus» и «Г». Raitt, 1967.

Psaltriparus minimus × P. melanotis

СЕМ. REMIZIDAE — РЕМЕЗОВЫЕ

Remiz macronyx — Тростниковый ремез *
× Remiz pendulinus — Обыкновенный ремез

Светлоголовые ремезы группы pendulinus занимают Европу, С. Передней Азии, Сибирь до Забайкалья, проникая также в с.-з. Китай и Монголию.

Они имеют небольшой острый клюв и сравнительно слабые лапы с сильно изогнутым задним когтем. Строят висячие гнезда на ветвях деревьев. Черноголовые ремезы группы macronyx распространены в Арало-Каспийском бассейне от Эмбы и Атрека до оз. Алаколь, а также в сев. Иране и Памиро-Алае. Для них характерен массивный клюв и мощные лапы со слабо изогнутым задним когтем. Гнезда строят между вертикальными стеблями тростника. Зоны контакта локализованы в с.-в. Прикаспии (р. Эмба: R. p. caspius — R. m. macronyx), в вост. Казахстане (R. (p.) coronatus — R. m. neglectus), в ю.-з. Прикаспии (R. p. menzbieri — R. m. neglectus) и в Памиро-Алае (R. (p.) coronatus — R. macronyx). Во всех этих р-нах имеет место Гб (по этому поводу нет данных из Памиро-Алая). Предполагаемые Г описаны, в частности, под названиями R. p. bostanjogli и R. ssaposhnikoovi (=R. p. ssaposchnicovi =R. m. paradoxa). По окраске они уклоняются в сторону pendulinus, а по строению клюва и конечностей — в сторону macronyx. Гнезда строят в камышах. Птицы с промежуточным фенотипом «ssaposhnikovi» обитают по побережьям оз. Балхаш, Алаколь, Сассykколь и в Семиречье совместно с «типичными» R. (p.) coronatus и R. m. macronyx, превосходя их в численности. В других точках зоны симпатрии наблюдались резкие спады численности фенотипа ssaposhnikovi, вплоть до полного его исчезновения. Популяции ю.-з. Прикаспия имеют переходный характер между R. p. menzbieri, R. p. caspius и R. m. neglectus. Не исключено, что и сами формы R. p. caspius и R. (p.) coronatus, характеризующиеся сильной пигментацией темени и (или) затылка (в отличие от других подвидов группы pendulinus, не имеющих пространственного контакта с macronyx s. l.), имеют гибридогенное происхождение. Иногда форме coronatus придают статус самостоятельного вида. Показательна чрезвычайно высокая изменчивость окраски этой формы. Зарудный, 1914, 1923; Шнитников, 1949; Воинственский, 1954; Vaurie, 1957; Долгушин и др., 1972.

Remiz pendulinus × R. macronyx

СЕМ. SITTIDAE — ПОПОЛЗНЕВЫЕ

Daphoenositta chrysoptera — Изменчивый австралийский поползень Австралия. Парапатрия. Множественная интрогрессивная Гб. Комплекс из 5 форм, распадающихся на 2 группы: белокрылые leucoptera и striata, оранжевокрылые leucocephala, chrysoptera и pileata. Различия между ними затрагивают 9 окрасочных признаков и форму клюва (прямой у белокрылых форм, изогнутый кверху — у оранжевокрылых). Все 10 признаков варьируют внутри обеих групп, придавая уникальный фенотипический облик каждой из 5 форм. При Гб все признаки наследуются независимо. Исходно ареалы названных форм располагались по периферии Австралии и были пространственно изолированы. При расширении ареалов (начавшемся с потеплением и увлажнением климата 25—15 тыс. лет назад) сформировалось несколько гибридных популяций. Популяции с.-з. Австралии (к Ю. от мыса Йорк) возникли под влиянием потока генов из следующих популяций: от формы leucocephala непосредственно с С.-З.; от формы striata непосредственно с С., а также с С.-В. через гибридные популяции «magnirostris»; от гибридных популяций leucocephala × chrysoptera с Ю.-В.; возможно, от гибридных популяций striata × leucocephala с В. и chrysoptera × leucocephala × pileata с Ю. и Ю.-В. (см. рис. 2). Keast, 1961; Short et al., 1983b, c.

Neositta — см. Daphoenositta

СЕМ. CERTHIIDAE — ПИЩУХОВЫЕ

Certhia brachydactyla — Короткопалая пищуха
× Certhia familiaris — Обыкновенная пищуха
Голарктика. Семисимпатрия (Европа, Передняя Азия). Случайная Гб (?). Наблюдались птицы, исполнявшие песни обоих видов. Gray, 1958.
Certhia familiaris × C. brachydactyla
Climacteris melanota — Черная пищуха
× Climacteris picumnus — Коричневая пищуха
Австралия. Парапатрия (Квинсленд). Ограниченная Гб. Keast, 1960; Ford, 1974.
Climacteris picumnus × C. melanota

СЕМ. TIMALIIDAE — ТИМЕЛИЕВЫЕ

Actinodura nipalensis — Седогорлая тимелия
× Actinodura waldeni — Пестрогорлая тимелия
Центр. и ю.-в. Азия. Парапатрия (вост. Гималаи). Случайная Гб. Известно 3 Г. Harrison, 1985.
Actinodura waldeni × A. nipalensis
Cinclosoma castaneothorax — Коричневогрудый дрозд-перепелка
×Cinclosoma cinnamomeum — Коричневый дрозд-перепелка*
Австралия. Алло-парапатрия (парапатрия). Ограниченная Гб. Локальное скопление Г на Ю.-З. шт. Квинсленд. Ford, 1974, 1983.
Cinclosoma castanotum — Южный дрозд-перепелка
×Cinclosoma cinnamomeum — Коричневый дрозд-перепелка
Австралия. Семисимпатрия. Случайная Гб. Экземпляр самки определен как Г C. castanotum × C. cinnamomeum marginatum. Предположительный Г самец. Ford, 1974, 1983.
Cinclosoma cinnamomeum × C. castaneothorax; C. castanotum
Garrulax affinis — Чернолицый смеющийся дрозд
× Garrulax erythrocephala — Коричневоголовый смеющийся дрозд
Южн. и ю.-в. Азия. Парапатрия — семисимпатрия (вост. Гималаи, ю.-в. Китай). Регулярная Гб. Meise, 1975.
Garrulax erythrocephala × G. affinis
Trochalopteron affine — см. Garrulax affinis
Trochalopteron erythrocephalum — см. Carrulax erythrocephala
Turdoides hypoleucus — Северная пестрая тимелия
× Turdoides jardineii — Стрелопятнистая тимелия
Африка. Парапатрия — семисимпатрия (вост. Экваториальная Африка). Широкая Гб. Гибридогенная форма «T. hindei». Meise, 1975.
Turdoides jardineii × T. hypoleucus

СЕМ. CAMPEPHAGIDAE — ЛИЧИНКОЕДОВЫЕ

Campephaga flava — Черно-желтый кукушковый сорокопут
× Campephaga petiti — Кукушковый сорокопут Петита
Африка. Семисимпатрия. Случайная Гб. Prigogine, 1984.
Campephaga petiti × C. flava

СЕМ. PYCNONOTIDAE — КОРОТКОПАЛЫЕ ДРОЗДЫ

Criniger calurus — Толстоклювый белобородый бюльбюль
× Criniger ndussumensis — Тонкоклювый белобородый бюльбюль *

Экваториальная Африка. Симпатрия. Широкая Гб. Скопление Г в локальной области на В. Заира. Hall, Moreau, 1970.

Criniger ndussumensis × C. calurus

Pycnonotus aurigaster — Тусклоголовый бюльбюль *

× Pycnonotus cafer — Красногузый бюльбюль

Южн. Азия. Семисимпатрия. Регулярная Гб. В ю.-в. Китае (Юньнань) и с.-в. Бирме Г описаны под именем «burmanicus». Meise, 1975.

Pycnonotus barbatus — Белогузый бюльбюль

× Pycnonotus nigricans — Красноглазый бюльбюль

Африка. Парапатрия (Трансвааль). Интрогрессивная Гб. Из 10 добытых экземпляров 4 (40 %) Г. Marcus, 1967.

Pycnonotus cafer — Красногузый бюльбюль × P. aurigaster;

× Pycnonotus leucogenys — Белощекий бюльбюль

Южн. Азия. Семисимпатрия (сев. и центр. Индия, сев. Пакистан, п-ова Индокитай и Малакка). Регулярная Гб. Доля Г составляет около 25 %. Наблюдали успешное размножение смешанных пар и Г при возвратных скрещиваниях. В южн. Бирме гибридная популяция «nigropileus». Sibley, Short, 1959; Meise, 1975.

Pycnonotus leucogenys × P. cafer

Pycnonotus nigricans × P. barbatus

СЕМ. MIMIDAE — ПЕРЕСМЕШНИКОВЫЕ

Mimus gilvus — Южный пересмешник *

× Mimus poliglottos — Пересмешник

Сев. и Южн. Америка. Парапатрия (южн. Мексика). Широкая Гб. «Группы подвидов». Зона Гб между формами poliglottos leucopterus и gilvus gracilis. Meise, 1975.

Mimus poliglottos × M. gilvus

СЕМ. TURDIDAE — ДРОЗДОВЫЕ

Cossypha dichroa — Певчая зарянка

× Cossypha natalensis — Натальская зарянка

Африка. Парапатрия (Зимбабве, южн. Мозамбик, ЮАР). Ограниченная Гб. Известно 4 Г. Clancey, 1982, 1986.

Cossypha natalensis × C. dichroa

Luscinia luscinia — Обыкновенный соловей

× Luscinia megarhynchos — Южный соловей

Евразия, сев. Африка. Парапатрия — семисимпатрия (Средняя Европа, вост. Казахстан). Случайная Гб. Смешанные пары приносят жизнеспособное потомство (например, в паре самец L. luscinia × самка L. megarhynchos). Самцы Г дают плодовитое потомство при обратных скрещиваниях с самками обоих видов; самки Г стерильны. Видоспецифические различия в песнях имеют тенденцию уменьшаться в зоне симпатрии. Stadie, 1983; Sorjonen, 1983.

Luscinia megarhynchos × L. luscinia

Monticola philippensis — Дальневосточный синий каменный дрозд *

× Monticola solitarius — Синий каменный дрозд

Евразия, сев. Африка. Парапатрия. Широкая Гб. Гибридогенный полиморфизм. Зона Гб в вост. Китае к Ю. от р. Янцзы. Популяции к Ю. и Ю. З. от зоны контакта полиморфны. Meise, 1975.

Monticola saxatilis — Пестрый каменный дрозд
× Monticola solitarius — Синий каменный дрозд
Евразия, сев. Африка. Семисимпатрия. Случайная Гб. Описано несколько Г. У одного из таких самцов гонады недоразвиты. Gray, 1958.

Monticola solitarius × M. philippensis; M. saxatilis
Oenanthe chrysopygia — Златогузая каменка
× Oenanthe (chrysopygia) xanthoprymna — Рыжехвостая каменка *
Передняя Азия. Парапатрия (ю.-з. Иран). Широкая Гб. У O. chrysopygia половой дихроматизм отсутствует, самцы окрашены по «самочьему» типу. Окраска самцов, таким образом, у этих форм резко различная. В провинциях Лурестан и Фарс гибридогенная популяция «cummingi». Erard, Etchecopar, 1970; Haffer, 1977a.

Oenanthe (chrysopygia) xanthoprymna × O. chrysopygia
Oenanthe finschii — Черношейная каменка
× Oenanthe (picata) capistrata — Белошапочная черная каменка
Передняя и Средняя Азия. Семисимпатрия. Случайная Гб (?). Настоящая работа, 4.1.
Oenanthe hispanica — Испанская каменка
× Oenanthe pleschanka — Плешанка *
Евразия. Парапатрия — семисимпатрия. Интрогрессивная Гб. Гибридогенный полиморфизм. См. 3.2.
«Oenanthe picata» — Черная каменка
Передняя и Средняя Азия. Парапатрия — семисимпатрия. Ограниченная Гб, интрогрессивная Гб. Гибридогенный полиморфизм. Комплекс включает в себя 3 хорошо дифференцированные формы ранга мегаподвидов— полувидов. См. 3.1.
Oenanthe (picata) capistrata × O. finschii
Oenanthe pleschanka × O. hispanica
Phoenicurus ochruros — Горихвостка-чернушка
× Phoenicurus phoenicurus — Горихвостка-лысушка
Евразия. Сев. Африка. Семисимпатрия. Случайная Гб. Во Франции из конспецифической пары Ph. ochruros самец был вытеснен самцом Ph. phoenicurus. После этого самка бросила гнездо с ненасиженной кладкой и приступила к новому циклу гнездования, закончившемуся успешно (птенцы покинули гнездо). Затем смешанная пара успешно гнездилась еще раз. Хотя при повторном гнездовании в окрестностях гнезда держался самец Ph. ochruros, птенцов кормил (наравне с самкой) самец Ph. phoenicurus. Окраска птенцов в обоих выводках — типичная для Ph. ochruros. Не исключено, что отцом их был все же самец Ph. ochruros. Из Европы известно несколько Г. В Польше наблюдали холостого самца с фенотипом phoenicurus, постоянно исполнявшего песню Ph. ochruros. Gray, 1958; Brzozowski, 1984; Robert, Toulon, 1984; Klose, 1985; Andersson, 1988.

Phoenicurus phoenicurus × P. ochruros
Saxicola rubetra — Луговой чекан
× Saxicola torquata — Черноголовый чекан
Старый Свет. Семисимпатрия (Европа, Зап. Сибирь). Случайная Гб. В Финляндии, S. torquata в норме отсутствует, наблюдали смешанную пару. Hario et al., 1987.

Saxicola torquata × S. rubetra
Sialia currucoides — Горная синяя птица

× Sialia sialis — Восточная синяя птица
Южн. и Центр. Америка. Семисимпатрия. Регулярная Гб. Широкоареальные викариирующие виды. Симпатричны в центр. Саскачеване, южн. Манитобе и на 3. шт. Сев. и Южн. Дакота. В 1968 г. наблюдали Г самца-бигама. В одном гнезде (самка S. currucoides) было 7 птенцов, в другом (самка S. sialis) — 5 неоплодотворенных яиц. В обзоре 1983 г. констатировали редкость Гб между этими видами. Однако к 1982 г. описан 21 случай Гб. Известны все варианты скрещиваний, кроме двух: самец S. sialis × самка Г; самец Г × самка Г. Подтверждена плодовитость при обратных скрещиваниях самцов Г с самками S. currucoides. У этих видов и самцы, и самки резко различаются окраской. Различно и акустическое поведение. У S. sialis описаны многочисленные случаи множественного отцовства и материнства в выводках, обязанные внебрачным копуляциям и гнездовому паразитизму. Lane, 1968; Rounds, Munro, 1982; Rising, 1983a; Gowati, Karlin, 1984. Wilson, 1985.

Sialia sialis × S. currucoides
Turdus atrogularis — Чернозобый дрозд *
× Turdus ruficollis — Краснозобый дрозд
Зап. и Вост. Сибирь. Семисимпатрия. Регулярная Гб. Зона симпатрии охватывает Ю. Средне-Сибирского плоскогорья (Енисейский кряж, верхнее течение Нижней Тунгузки), вост. и зап. Саян, Алтай. По Нижней Тунгузке Г преобладают над родительскими формами. Г плодовиты при обратных скрещиваниях. Степанян, 1983.

Turdus eunomus — Бурый дрозд *
× Turdus naumanni — Дрозд Науманна
Зап. и Вост. Сибирь. Семисимпатрия. Регулярная Гб. В Вост. Сибири T. eunomus распространен к С. до полярного круга, T. naumanni не заходит севернее 68° с. ш. Формы заметно различаются по окраске, общим размерам и предпочитаемыми местообитаниями. Зона симпатрии — в бассейнах верхнего течения рек Енисей (Ангара) и Лена (сведения крайне скудны). Гб, по всей видимости, обычное явление. В коллекциях Зоомузея МГУ Г составляют около 16 % от общей выбрки в 170 экз. Яхонтов, 1976; Степанян, 1983.

× Turdus ruficollis — Краснозобый дрозд
Зап. и Вост. Сибирь. Семисимпатрия (бассейн верхнего и среднего течения р. Енисей). Случайная (?) Гб. Gray, 1958; Степанян, 1983.

Turdus iliacus — Белобровик
× Turdus pilaris — Рябинник
Евразия. Симпатрия. Случайная Гб. Gray, 1958.

Turdus merula — Черный дрозд
× Turdus philomelos — Певчий дрозд
Евразия, сев. Африка. Семисимпатрия (Европа, Передняя Азия). Случайная Гб. Упоминаются Г из природы. В неволе самцы T. merula и самки T. philomelos скрещиваются легко, но лишь 10 % яиц способны к развитию. Gray, 1958; Eskildsen, 1975.

× Turdus pilaris — Рябинник
Евразия, сев. Африка. Семисимпатрия (Европа). Случайная Гб. Описаны 2 смешанные пары (самцы T. pilaris, самки T. merula). В обоих случаях вывелись по 4 птенца. Один выводок (3 самца, самка) погиб в гнезде, другой родители кормили месяц после вылета. Fontaine, 1955; Freitag, 1971.

× Turdus torquatus — Белозобый дрозд
Евразия, сев. Африка. Семисимпатрия (Европа, Передняя Азия). Случайная Гб. Gray, 1958.

× Turdus viscivorus — Деряба
Евразия. Семисимпатрия. Случайная Гб. Описан предположительный Г (самец). Gray, 1958.

Turdus naumanni × T. eunomus
Turdus philomelos × T. merula
Turdus pilaris — Рябинник × T. iliacus; T. merula;
× T. viscivorus — Деряба
Евразия, сев. Африка. Семисимпатрия. Случайная Гб. Известен 1 Г. Костина, Тарханова, 1985.

Turdus ruficollis × T. atrogularis; T. eunomus
Turdus torquatus × T. merula
Turdus viscivorus × T. merula; T. pilaris

СЕМ. SYLVIIDAE — СЛАВКОВЫЕ

ПОДСЕМ. SYLVIINAE — СЛАВКИ СТАРОГО СВЕТА

Acrocephalus agricola — Индийская камышевка
× Acrocephalus scirpaceus — Тростниковая камышевка Евразия. Семисимпатрия (ю.-в. Европа, Арало-Каспийский бассейн, Казахстан). Случайная Гб. На оз. Кургальджино (с.-в. Казахстан) наблюдали смешанную пару у гнезда (самец A. scirpaceus, самка A. agricola). В этом р-не A. agricola сильно уступает в числе второму виду. А. Пукас, личн. сообщ.

Acrocephalus arundinaceus — Дроздовидная камышевка
× Acrocephalus stentoreus — Туркестанская камышевка
Старый Свет. Семисипатрия (Передняя и Средняя Азия, Казахстан). Ограниченная Гб. На оз. Сорбулак (ю.-в. Казахстан) соотношение фенотипов arundinaceus × Г × stentoreus близко к 75 : 8 : 17. Хорошо различаются по песням, которые у Г имеют промежуточный характер. А. Пукас, личн. сообщ.

Acrocephalus dumetorum — Садовая камышевка
× Acrocephalus palustris — Болотная камышевка
Евразия. Семисимпатрия (Европа). Случайная Гб. В Финляндии смешанные пары (самцы A. dumetorum, самки A. palustris) успешно вывели птенцов. Koskimies, 1980.

Acrocephalus palustris — Болотная камышевка × A. dumetorum;
× Acrocephalus scirpaceus — Тростниковая камышевка
Евразия. Семисимпатрия (Европа). Случайная Гб. В Бельгии самец A. scirpaceus занял территорию в центре поселения (11 пар) A. palustris и на 11-й день сформировал пару с самкой A. palustris. Позже в их гнезде оказалось 2 птенца и неоплодотворенное яйцо. Птенцы нормально развивались до 6-го дня, когда гнездо было брошено (в связи с резким похолоданием бросили гнезда 25 % пар A. palustris). Самец имел смешанную песню. В том же регионе в другие годы наблюдали еще 4 самцов A. scirpaceus, из которых 2 имели смешанные песни с преобладанием признаков palustris (хотя A. scirpaceus не относится к числу имитаторов). Все эти 4 самца оставались холостыми. Приобретение самцами A. scirpaceus песни другого вида объясняют переадресованным импринтингом в смешанных поселениях,

которые формируются в местах перекрываний данных видов. Предположительный Г был пойман в Бельгии. Здесь же из 303 птиц-первогодков 9 имели фенотипы, промежуточные между A. palustris и A. scirpaceus. В зап. Литве (Вентас-Рагас) наблюдали 3 смешанные пары (того же состава, что и в Белигии) и несколько особей с фенотипами Г. Lemaire, 1977; Пукас, 1988.

Acrocephalus scirpaceus × A. agricola; A. palustris
Acrocephalus stentoreus × A. arundinaceus
Calamonaster simplex — см. Camaroptera simplex
Calamonaster stierlingi — см. Camaroptera stierlingi
Camaroptera brachyura — Блеющая кустарниковая славка
× Camaroptera brevicaudata — Короткохвостая кустарниковая славка
Африка. Парапатрия — семисимпатрия (Замбия, Зимбабве, Мозамбик). Ограниченная Гб. «Группы подвидов». Различия в вокализации. Dowsett, Dowsett-Lemaire, 1980.

Camaroptera brevicaudata × C. brachyura
Camaroptera simplex — Полосатая крапивниковая славка
× Camaroptera stierlingi — Крапивниковая славка Стирлинга *
Африка. Парапатрия. Регулярная Гб. «Полувиды». В зоне Гб в Замбии вокализация промежуточного характера. Dowsett, Dowsett-Lemaire, 1980; Clancey, 1986.

Camaroptera stierlingi × C. simplex
Cisticola angusticaudata — Коричневая цистикола *
× Cisticola fulvicapilla — Рыжешапочная цистикола
Африка. Парапатрия. Регулярная (ограниченная?) Гб. Зона Гб шириной менее 15 км (Замбия). Dowsett, Dowsett-Lemaire, 1980.

Cisticola fulvicapilla × C. angusticaudata
Dryodromas — см. Cisticola
Hippolais caligata — Северная бормотушка
× Hippolais rama — Южная бормотушка *
Вост. Европа, ю.-з. Азия. Семисимпатрия (Казахстан). Широкая Гб. Формы различаются окраской, общими размерами, пропорциями, формулой крыла, строением клюва. Этологически не исследованы. Гб в зоне симпатрии (H. c. caligata, H. rama) одними авторами трактуется как случайная, другими — как интрогрессивная. Гб не исключена в зоне симпатрии H. rama и формы annectens, которая может быть географической расой H. caligata, но нередко рассматривается в качестве гибридогенной. Птушенко, 1954; Степанян, 1983.

Hippolais pallida — Бледная пересмешка
× Hippolais rama — Южная бормотушка
Ю.-з. Азия. Семисимпатрия (Ю. Арало-Каспийского бассейна, Иран). Случайная (регулярная?) Гб. В ю.-в. Туркмении найдено 3 смешанные пары (самцы H. pallida, самки H. rama). Гнезда содержали неполные ненасиженные кладки. Песни этих видов резко различны. Зарудный, 1896.

Hippolais rama × H. caligata; H. pallida
Locustella certhiola — Певчий сверчок
× Locustella ochotensis — Охотский сверчок
Вост. Азия. Семисимпатрия (побережье — о-ва Охотского моря). Ограниченная (?) Гб. L. ochotensis описан по гибридному экземпляру. Нечаев, 1979.

Locustella ochotensis × L. certhiola
Phylloscopus bonelli — Светлобрюхая пеночка
× Phylloscopus sibilatrix — Пеночка-трещотка
Европа, сев. Африка. Семисимпатрия (южн. и центр. Европа). Случайная Гб. Смешанная пара (самец P. bonelli × самка P. sibilatrix) вырастила 5 птенцов. Известен Г самец из Бельгии, где P. bonelli редка. Г. имел песню промежуточного характера. Самцы P. bonelli реагируют на песню P. sibilatrix, частотные характеристики которой искусственно искажены таким образом, что приближаются к характеристикам второго вида. Schneider, 1969; Bremond, 1972; Fouarge, 1972.

Phylloscopus collybita — Пеночка-теньковка
× Phylloscopus trochilus — Пеночка-весничка
Евразия, сев. Африка. Симпатрия. Случайная Гб. В Шотландии смешанная пара (самец теньковки × самка веснички) успешно вырастила 7 молодых. Еще 3 предположительных случая Гб в Европе. Наблюдали самцов со смешанной песней. Ausobsky, 1961; Gwinner, Dorka, 1965; da Prato, da Prato, 1983; Norman, 1985.
Phylloscopus sibilatrix × P. bonelli
Phylloscopus trochilus × P. collybita
Prinia hypoxantha — Желтоватая приния
× Prinia maculosa — Пустынная приния
Африка. Парапатрия — семисимпатрия (южн. Африка). Ограниченная Гб. Хорошо дифференцированные полувиды. Clancey, 1986.

Prinia maculosa × P. hypoxantha
Sylvia althaea — Горная славка
× Sylvia curruca — Славка-завирушка
Евразия. Семисимпатрия (Иран, Афганистан, Средняя Азия). Случайная (?) Гб. Описан Г самец. Предполагается возможность регулярной Гб. Зарудный, 1896.

Sylvia atricapilla — Черноголовая славка
× Sylvia borin — Садовая славка
Евразия, сев. Африка. Симпатрия. Случайная Гб (?). Незавершенная попытка гнездования смешанной пары (самец S. atricapilla, самка S. borin). Gray, 1954.
× Sylvia communis — Серая славка
Евразия, сев. Африка. Симпатрия. Случайная Гб (?). Незавершенная попытка гнездования смешанной пары (самец S. atricapilla, самка S. borin). Gray, 1958.

Sylvia borin × S. atricapilla
Sylvia communis × S. atricapilla
Sylvia curruca × S. althaea

ПОДСЕМ. MALURINAE — АВСТРАЛИЙСКИЕ СЛАВКИ

Acanthiza apicalis — Бурохвостый шипоклюв *
× Acanthiza pusilla — Бурый шипоклюв
Австралия, Тасмания. Парапатрия — семисимпатрия (ю.-в. Австралия). Ограниченная Гб. Boles, 1983.
Acanthiza pusilla × A. apicalis
Malurus cyaneus — Великолепный синий крапивник

× Malurus melanocephalus — Красноспинный крапивник
Австралия. Парапатрия — семисимпатрия. Случайная Гб. Wilson, 1983.

Malurus leuconotus — Черно-белый крапивник
× Malurus leucopterus — Белокрылый крапивник
Австралия. Аллопатрия. Случайная Гб (?) в результате залетов островного белокрылого крапивника на материк, в ареал второго вида. Sedgwick, 1967.

Malurus melanocephalus × M. cyaneus
Malurus splendens — Бирюзовый крапивник
× Malurus (splendens) callainus — Великолепный крапивник *
Австралия. Парапатрия. (С. шт. Зап. Австралия). Интрогрессивная (?) Гб. Добыты 10 самцов Г в зоне контакта между этими формами, которых ранее считали аллопатричными. Keast, 1961; Ford, 1975.
Malurus (splendens) callainus × M. splendens
Ryania melanocephala — см. Malurus melanocephalus
Sericornis frontalis — Белобровый кустарниковый крапивник
× Sericornis laevigaster — Коричневогрудый кустарниковый крапивник *
Австралия, Тасмания. Парапатрия. Регулярная Гб. Beruldsen, 1973.

× Sericornis maculatus — Пятнистый кустарниковый крапивник *
Австралия. Алло(пара)патрия. Ограниченная Гб. Известно несколько Г из южн. Австралии. Keast, 1961.

Secicornis laevigaster × S. frontalis
Sericornis maculatus × S. frontalis

СЕМ. REGULIDAE — КОРОЛЬКОВЫЕ

Regulus calendula — Золотоголовый королек
× Regulus satrapa — Рубиновоголовый королек
Сев. Америка. Симпатрия. Случайная Гб. Cockrum, 1952.

Regulus ignicapillus — Красноголовый королек
× Regulus regulus — Желтоголовый королек
Евразия, сев. Африка. Семисимпатрия (Европа). Случайная (регулярная ?) Гб. Известны 3 случая успешного размножения смешанных пар (самцы R. ignicapillus × самки R. regulus) в Великобритании в районах с высокой численностью R. regulus и низкой (местами — устойчивые микропопуляции) второго вида. Число птенцов в выводках — 5—7. В одном случае смешанная пара размножалась дважды за сезон, вырастив 12 молодых, достигших самостоятельности. 2 самца из смешанных пар имели типичные для своего вида песни, у третьего песня была очень сходна с песней R. regulus. Самцов корольков с чистым фенотипом того либо другого вида, но с нетипичной песней (заимствованной от близкого вида) наблюдали в Великобритании, а также в Испании, где плотность населения обоих видов низка. Помимо структурных различий в видовых песнях выявлен ряд других видоспецифических особенностей вокализации (различия в числе типичных позывок; стереотипность песни у R. regulus и существование локальных диалектов у R. ignicapillus). Демонстративное поведение сходно, однако самцы R. ignicapillus не принимают участия в гнездостроении, а у самцов R. regulus отсутствует ритуал кормления самок. Не обнаружено усиления различий в песнях в зоне симпатрии. Cobb,

1976; Becker, 1977 а, б; 1979; Thaler, 1979; Adams, 1980; Thorpe, 1983; Jennings, 1985.

Regulus regulus × R. ignicapillus

Regulus satrapa × R. calendula

СЕМ. MUSCICAPIDAE — МУХОЛОВКОВЫЕ

Colluricincla harmonica — Серый сорокопутовый дрозд
× Colluricincla rufiventris — Рыжебрюхий сорокопутовый дрозд *
Австралия. Парапатрия. Регулярная Гб. «Группы подвидов». Узкая зона контакта в с.-з. Австралии. Ford, 1974.

Colluricincla megarhyncha — Рыжий сорокопутовый дрозд
× Colluricincla parvula — Малый сорокопутовый дрозд
Нотогея, ю.-з. Пацифика. Аллопатрия. Интрогрессивная Гб (сев. Австралия). Гибридная популяция на краю ареала «группы подвидов» parvula, обращенном в сторону ареала megarhyncha. Промежуточная популяция «aelptes» в межареальном пространстве. Слабое влияние интрогрессии в ареале megarhyncha. Ford, 1979.

Colluricincla parvula × C. megarhyncha

Colluricincla rufiventris × C. harmonica

Ficedula albicollis — Мухоловка-белошейка
× Ficedula hypoleuca — Мухоловка-пеструшка
Евразия. Семисимпатрия. Регулярная Гб. Обширная зона симпатрии охватывает Ю. центр и вост. Европы к С. примерно до 50° с. ш., а также о-ва Готланд и Эланд в Балтийском море (изолированный участок ареала F. albicollis); в СССР — С. Украинской и Ю. Белорусской ССР, РСФСР между 50° и 55° с. ш. к С. до Волги и к В. до впадения в нее Камы. На о. Готланд преобладает F. albicollis в отношении 87,7 к 9,8 F. hypoleuca, 3,4 % составляют Г. Из 136 пар 123 относились к первому виду, 7 ко второму и 6 были смешанными. На о. Эланд это соотношение равно 30 : 23 : 4 (состав еще 11 пар установить не удалось). В Харьковской обл. 6 семей относились к F. albicollis (5 моногамных, в одной — бигиния), 4 — к F. hypoleuca (2 моногамные, в 2 — бигиния) и 2 — смешанные (самцы F. albicollis, самки F. hypoleuca). Случаи Гб отмечены также в Финляндии, ГДР и Франции. Возможны возвратные скрещивания. Количество слетков у смешанных пар не отличается от соответствующего показателя у F. hypoleuca и несколько выше, чем у F. albicollis (пределы вариаций для разных типов скрещиваний 5,6—6,5 слетков на пару). Помимо песен у этих видов различны 3 типа позывок, составляющих особенность одного либо другого вида. Прочие 10 типов вокальных сигналов попарно сходны или идентичны. Окраска формы semitorquata, аллопатричной по отношению к обоим видам, промежуточна между окраской F. albicollis и F. hypoleuca. У обоих видов предполагается высокая частота внебрачных копуляций. Haartmann, Löhrl, 1950; Alerstam et al., 1978; Alatalo et al., 1982a, b, 1984; Lundberg, Alatalo, 1983; Ковалев, Присада, 1983; Muller, 1985; Gelter, 1987.

Ficedula hypoleuca × F. albicollis

Ficedula narcissina — Японская желтоспинная мухоловка
× Ficedula zanthopygia — Желтоспинная мухоловка
Вост. Азия. Аллопатрия. Семисимпатрия. Случайная Гб (?). Гибридогенный (?) полиморфизм. На С. сильно сближены ареалы F. zanthopygia и F. n. narcissina (разделены Татарским проливом шириной 7—40 км).

Имеют место весенний пролет F. n. narcissina через ареал F. zanthopygia и встречи здесь самцов и самок первого вида в период начала гнездования второго. В вост. Китае (провинции Шаньси, Хубэй) F. zanthopygia симпатрична с F. n. elisae. До 25 % самцов F. zanthopygia имеют желтизну на бровях (признак F. narcissina), что может быть результатом Гб (возможно, в прошлом). Панов, 1973а; см. также Назаренко, 1971; Cheng Tso-hsin, 1976; Пекло, 1987.

Ficedula zanthopygia × F. narcissina
Petroica goodenovii — Красношапочная зарянка
× Petroica multicolor — Алая зарянка
Австралия, ю. з. Пацифика. Семисимпатрия (шт. Квинсленд). Случайная Гб. Наблюдали смешанную пару (самец P. goodenovii, самка P. multicolor). Serventi, 1953; Cooper, 1973.

Petroica multicolor × P. goodenovii
Terpsiphone bedfordi — Райская мухоловка Бедфорда
× Terpsiphone rufiventer — Краснобрюхая райская мухоловка
Африка. Парапатрия. Регулярная Гб. Узкая (10—15 км) зона Гб. T. (г) bedfordi × T. г. ignea в вост. Заире к С.-З. от оз. Киву. Доля особей с фенотипами Г составляет в разных местах от 1—10 % до 29 %. Форма bedfordi ранее рассматривалась как подвид T. rufiventer, позже предложено именовать T. rufiventer и T. bedfordi «паравидами». Chapin, 1948; Prigogine, 1976, 1984[7].

Terpsiphone rufiventer — Краснобрюхая райская мухоловка × T. bedfordi;
× Terpsiphone rufocinerea — Черноголовая райская мухоловка
Африка. Семисимпатрия (зап. Экваториальная Африка). Случайная Гб — интрогрессивная Гб. В Камеруне, Габоне и Конго совместно обитают в девственных лесах, известен только 1 Г самец. В районах, где леса разрушаются под антропогенным воздействием, наблюдается широкая Гб. Описаны 2 локальные гибридные зоны: в южн. Габоне (T. rufiventer mayombe × T. rufocinerea rufocinerea: результат вселения первого вида в ареал второго) и в зап. Камеруне (T. rufiventer neumanni × T. rufocinerea batesi: результат вселения второго вида в ареал первого). Обе зоны Гб сравнительно молодые. Chapin, 1948; Meise, 1975.

× Terpsiphone viridis — Африканская райская мухоловка
Африка. Парапатрия, вторичная симпатрия. Интрогрессивная Гб. Исходно аллобиотопичны (тропический лес — саванна). При разрушении лесов пространственная сегрегация исчезает. Предполагается ограниченная Гб между T. rufiventer somereni и T. viridis ferreti в зап. Уганде. В вост. Уганде, Кении и Танзании (вост. Экваториальная Африка) высоко изменчивая гибридогенная форма T. rufiventer emini=T. rufiventer somereni × T. viridis ruvenzorie. В Гамбии и Гвинее-Бисау (Зап. Африка) вариабельная гибридогенная форма T. rufiventer rufiventer. Chapin, 1948; Meise, 1975; Prigogine, 1984.

Terpsiphone rufocinerea — Черноголовая райская мухоловка
× T. rufiventer;

[7] Г. Вольтерс (Wolters, 1982) дает другой вариант систематики комплекса африканских райских мухоловок bedfordi — rufiventer — rufocinerea — viridis. Он упраздняет вид T. rufocinerea, включая его в состав T. viridis. Вид T. rufiventer подразделяется на 2: T. tricolor (без формы emini) и T. emini (=T. tricolor × T. viridis).

× Terpsiphone viridis — Африканская райская мухоловка
Африка. Парапатрия — вторичная симпатрия. Интрогрессивная Гб. Исходно аллобиотопичны (как в случае T. rufiventer — T. viridis). Описаны 3 зоны Гб: 1) на С. средней Анголы: T. rufocinerea bannermani (ранее сама считавшаяся гибридогенной) × T. viridis plumbeiceps; 2) на В. средней Анголы: T. rufocinerea rufocinerea × T. viridis plumbeiceps; 3) в сев. Габоне: T. rufocinerea rufocinerea × T. viridis speciosa. Все 3 зоны Гб сравнительно молодые. Chapin, 1948; Meise, 1975.

Terpsiphone viridis × T. rufiventer; T. rufocinerea

СЕМ. MOTACILLIDAE — ТРЯСОГУЗКОВЫЕ

Anthus pratensis — Луговой конек
× Anthus trivialis — Лесной конек
Евразия. Семисимпатрия (Европа). Случайная Гб. Особь A. pratensis насиживала кладку A. trivialis. Один из птенцов выжил. Gray, 1958.

Anthus trivialis × A. pratensis
Budytes feldegg — Черноголовая трясогузка *
× Budytes flavus — Желтая трясогузка
Евразия. Парапатрия — семисимпатрия. Широкая Гб. B. feldegg гибридизирует с B. f. flavus и B. f. cinereocapilla (тройная Гб) в южн. Франции и с B. f. flavus в вост. Югославии и в Румынии. В этих регионах Г составляют 20—30 % от численности смешанных популяций. В пределах СССР уровень Гб между B. feldegg и B. f. flavus не выяснен. В отличие от B. flavus (формы flavus, thunbergi, beema), feldegg (как и формы iberiae и cinereocapilla) имеет трелевый сигнал и несколько типов песен (у названных форм flavus — лишь один тип). Генетическая дистанция между B. f. flavus и feldegg (sensu lato) соответствует подвидовой. Форма cinereocapilla промежуточна между ними морфологически и генетически, но четко отличается от обеих особенностями вокализации. Czikeli, 1982, 1985; Степанян, 1983.

Budytes flavus — Желтая трясогузка × B. feldegg;
× Budytes luteus — Желтолобая трясогузка
Евразия, сев. Африка. Семисимпатрия. Ограниченная Гб. Форма B. l. flavissimus симпатрична с B. flavus на С. материковой зап. Европы (Франция: Гб не обнаружена) и на Ю. Великобритании (смешанные пары нередки, фенотип Г описан под именем «perconfusus»). В связи с различиями в сроках прилета имеет место неполная хронографическая изоляция. Смешанная пара (самец B. l. flavissimus × самка B. f. flavus) обнаружена у гнезда с птенцами в Финляндии, за пределами ареала первого вида. Форма B. l. luteus симпатрична с B. flavus в Волжско-Уральском регионе, в сев. Казахстане и на Ю. Зап. Сибири (ограниченная Гб, Г. принимают участие в размножении). Зарудный, 1891; Mayaud, 1949; Milne, 1959; Antikainen, 1985.

× Budytes taivanus — Зеленоголовая трясогузка
Евразия, сев. Африка. Семисимпатрия (вост. Азия). Случайная Гб — широкая Гб. Зона симпатрии в нижнем Приамурье, в бассейнах средней Лены и Алдана к С.-В. до верховьев Индигирки и Колымы и побережья сев. части Охотского моря. На нижнем Амуре (от устья до впадения р. Горюн) Гб редка (1 Г из серии 64 экз.). В сев. части зоны симпатрии 11 (17 %) из 65 экз. имели признаки обоих видов. Панов, 1973а; Кищинский, Лобков, 1979; Бабенко, 1981; Степанян, 1983.

Budytes luteus × B. flavus
Budytes taivanus × B. flavus
Motacilla alba — Белая трясогузка
× Motacilla cinerea — Горная трясогузка
Евразия. Африка. Семисимпатрия. Случайная Гб. Успешное гнездование смешанной пары (самец M. alba × самка M. cinerea) в регионе с низкой плотностью популяции второго вида. Г, по данным скрещиваний, в неволе фертильны. Dornbusch, 1968.

× Motacilla lugens — Камчатская трясогузка *
Евразия, Африка. Парапатрия — семисимпатрия. Ограниченная Гб. Зона симпатрии занимает прибрежную полосу континента (в том числе Камчатки) от 42° до 60°—61° с. ш. На крайнем Ю. Приморья ограниченная Гб между M. lugens и M. a. leucopsis. Из 6 гетерогамных пар 2 включали фенотипически чистых особей (самец lugens × самка leucopsis; самец leucopsis × самка lugens), в 4 один или оба партнера фенотипы Г (2 пары: самцы Г × самки lugens; 1 пара: самец lugens × самка Г; 1 пара: самец Г × самка Г). Гнезда смешанных пар с фенотипически чистыми партнерами содержали полную кладку и птенцов. На С. Камчатки M. lugens ограниченно гибридизирует с M. a. ocularis (добыт самец Г). Назаренко, 1968; Панов, 1973а; Кищинский, 1980.

× Motacilla personata — Маскированная трясогузка *
Евразия, сев. Африка. Парапатрия — семисимпатрия. Широкая Гб. В результате Гб M. personata и M. a. dukhunensis вдоль южн. склонов хр. Эльбрус и в центр. Иране сформировалась высоко изменчивая гибридная популяция «persica». Далее к В. зона контакта охватывает Алтай, Ю. Зап. Сибири, Тувинскую АССР и С.-З. Монголии. Детально исследована ситуация на Ю. Советского Алтая, где M. alba (формы baicalensis и dukhunensis) широко гибридизирует с M. personata: из 9 добытых экземпляров только 4 имели типичный фенотип personata, прочие (56 %) представляли собой Г разных поколений. Г плодовиты. Наблюдали смешанные пары разного состава и пары, включающие в себя Г. Гб может быть значительной в бассейне верхнего Енисея, в зоне контакта M. personata и M. a. ocularis. У видов заметные различия в вокализации. Meise, 1975; Haffer, 1977а; Нейфельдт, 1986; Н. А. Формозов, личное сообщ.

Motacilla cinerea × M. alba
Motacilla lugens × M. alba
Motacilla personata × M. alba

СЕМ. ARTAMIDAE — ЛАСТОЧКОВЫЕ СОРОКОПУТЫ

Artamus personatus — Маскированная древесная ласточка
× Artamus superciliosus — Белобровая древесная ласточка
Австралия. Симпатрия. Случайная Гб. Номадные виды, обычны в смешанных стаях. Наблюдали смешанную пару. Известны 2 Г. Sharland, 1972; Boehm, 1974.

Artamus superciliosus × A. personatus

СЕМ. LANIIDAE — СОРОКОПУТОВЫЕ

Chlorophoneus bocagei — Серо-зеленый кустарниковый сорокопут
× Chlorophoneus sulphureopectus — Оранжевогрудый кустарниковый сорокопут

Африка. Семисимпатрия. Случайная Гб. Г описан как «C. andaryae». Wolters, 1982.

Chlorophoneus sulphureopectus × C. bocagei
Laniarius aethiopicus — Эфиопский сорокопут
× Laniarius bicolor — Двухцветный сорокопут
Африка. Парапатрия—семисимпатрия. Изоляция — широкая Гб. «Группы подвидов» в составе надвида L. ferrugineus. В Замбии репродуктивно изолированы (различия в вокализации). В Анголе L. aethiopicus интерградирует с L. b. strictus. Dowsett, Dowsett-Lemaire, 1980.

Laniarius bicolor × L. aethiopicus
Laniarius ferrugineus — L. aethiopicus, L. bicolor
Lanius collurio — Европейский жулан
× Lanius cristatus — Сибирский жулан
Евразия. Парапатрия — семисимпатрия (Зап. Сибирь, Алтай). Случайная Гб. Описано образование временных смешанных пар, существующих 1—2 суток. Смешанная пара (самец L. collurio × самка L. cristatus) из кладки в 7 яиц вырастила 6 жизнеспособных птенцов. Из гнезда пары: самец Г × самка L. cristatus вылетело 6 молодых. Крюков, 1980; Ольбергайте, личн. сообщ.

× Lanius isabellinus speculigerus — Даурский жулан *
Евразия. Парапатрия — семисимпатрия. Широкая (интрогрессивная) Гб. Панов, Крюков, 1973; Нейфельдт, 1986; см. 3.3.

× Lanius minor — Чернолобый сорокопут
Евразия. Семисимпатрия (Европа, Передняя и Средняя Азия, Зап. Сибирь). Случайная Гб. Известен Г самец из Европы. Eck, 1973.

× Lanius phoenicuroides — Туркестанский жулан *
Евразия. Парапатрия (Иран, сев. Приаралье, сев. и вост. Казахстан). Интрогрессивная Гб. Панов, 1972: Панов, Крюков, 1973; Крюков, 1977; Panow, 1983; настоящая работа, 3.3.

× Lanius senator — Красноголовый сорокопут
Евразия, сев. Африка. Семисимпатрия (Европа, Иран). Случайная Гб. Известен Г самец из Европы. В Закавказье наблюдали попытку самца L. senator сформировать пару с самкой L. collurio. Kleinschmidt, 1930, Panow, 1983.

Lanius cristatus — Сибирский жулан
× Lanius isabellinus speculigerus — Даурский жулан
Азия. Семисимпатрия (Тува, Забайкалье). Случайная Гб. Найдено гнездо смешанной пары (самец L. cristatus, самка L. i. speculigerus). Самец кормил самку на гнезде. Из 6 яиц одно раздавлено, в 2 зародыши погибли на поздних стадиях равития. Вылупились 3 птенца (все самки). Соколов, Соколов, 1987.

× Lanius tigrinus — Тигровый сорокопут
Азия. Семисимпатрия (вост. Азия). Случайная Гб. В южн. Приморье самец Г добыт из пары с самкой L. cristatus. В гнезде этой пары было 5 оперенных птенцов и неоплодотворенное яйцо. Наблюдали попытку самца L. tigrinus сформировать пару с (самкой?) L. cristatus. Панов, 1973a.

Lanius isabellinus — Буланый жулан

× Lanius phoenicuroides — Туркестанский жулан
Азия. Парапатрия (?) (с.-в. Китай?). Регулярная Гб. Г неоднократно добывались в период миграции в Средней Азии и Казахстане. Шнитников, 1949; Крюков, Панов, 1980.

Lanius isabellinus speculigerus × L. collurio; L. cristatus
Lanius minor × L. collurio
Lanius phoenicuroides — Туркестанский жулан × L. collurio; L. isabellinus;
× Lanius (schach) erythronotus — Длиннохвостый сорокопут
Азия. Семисимпатрия (Средняя Азия, Казахстан). Случайная Гб. Предполагаемый Г из окрестностей Алма-Аты описан как «L. darwini». Шнитников, 1949.

Lanius (schach) erythronotus — Длиннохвостый сорокопут × L. phoenicuroides;
× Lanius (schach) tricolor — Трехцветный сорокопут
Азия. Нотогея. Парапатрия — семисимпатрия. Регулярная (интрогрессивная?) Гб. «Группы подвидов» erythronotus и tricolor (обозначаемые также под видовыми названиями L. schach и L. nigriceps: Baker, 1924) занимают соответственно: 1) Ю. Казахстана, Среднюю Азию, Иран, Афганистан и З. п-ова Индостан и 2) Китай и Ю.-В. Азию, Зондские о-ва и З. о. Новая Гвинея. Зона контакта локализована в Индии вдоль 75—85° в. д. Обитающей здесь форме nigriceps иногда приписывают гибридогенное происхождение. Отметим несовпадение диплоидных чисел у erythronotus (s. lato) и tricolor (s. str.) — 76 у первого (Булатова и др., 1971) и 72 у второго. Rand, Fleming, 1957; Biswas, 1950, 1962; Sultana, Bhunia, 1981; Panow, 1983.

× Lanius tephronotus
Азия. Семисимпатрия (сев. Индия, зап. Непал). Регулярная (?) Гб. Вопрос о размахе Гб служит предметом дискуссий. Не исключено, что форма L. t. lahulensis имеет гибридогенное происхождение. Biswas, 1950, 1962; Panow, 1983.

Lanius (schach) tricolor — Трехцветный сорокопут × L. (s.) erythronotus;
(× Lanius tephronotus)
Азия. Семисимпатрия (вост. Непал, южн. Китай). Предполагается возможность Гб. Обзор см.: Panow, 1983.
Lanius senator × L. collurio
Lanius tephronotus × L. (schach) erythronotus; (L. (schach) tricolor)
Lanius tigrinus × L. cristatus

СЕМ. MELIPHAGIDAE — МЕДОСОСЫ

Manorina flavigula — Желтогорлый минер
× Manorina melanocephala — Шумный минер
Австралия, Тасмания. Семисимпатрия (вост. Австралия), Случайная Гб. Описаны 4 Г (2 из них, вероятно, из одного выводка). Dow, 1972; Ford, 1981.

× Manorina melanotis — Черноухий минер
Австралия. Семисимпатрия. (ю.-в. Австралия). Широкая (интрогрессивная?) Гб. Serventi, 1953; Ford, 1981.

Manorina melanocephala × M. flavigula
Manorina melanotis × M. flavigula
Melidectes belfordi — Медосос Белфорда
× Melidectes leucostephes — Арфанский белобровый медосос *
Новая Гвинея. Алло(пара)патрия. Интрогрессивная Гб. Форма belfordi включает в себя 4 изолята, локализованных в высокогорьях (2 500—3 300 м н. у. м.). Форма leucostephes (4 резко дифференцированные расы) занимает горные районы на высотах 1600—2000 м. В межареальном пространстве 6 скоплений Г, высоко изменчивых и уникальных по фенотипическому составу. Родительские формы резко различны по многим структурным (например, форма клюва) и окрасочным признакам. Mayr, Gilliard, 1952b.

Melidectes leucostephes × M. belfordi
Melirrhophetes — см. Melidectes
Myzantha — см. Manorina

СЕМ. NECTARINIIDAE — НЕКТАРНИЦЕВЫЕ

Chalcomitra — см. Nectarinia
Cyanomitra — см. Nectarinia
Nectarinia afra stuhlmanni — см. Nectarinia stuhimanni
Nectarinia adelberti — Желтогрудая нектарница
× Nectarinia rubescens — Зеленогорлая нектарница
Африка. Аллопатрия. Интрогрессивная Гб (?). 2 экз. с промежуточными фенотипами, добытые в межареальном пространстве (Камерун), рассматриваются как представители формы «crossensis» (или N. r. crossensis), имеющей гибридогенное происхождение.
Nectarinia afra stuhlmanni — см. Nectarinia stuhlmanni
Nectarinia alinae — Синеголовая нектарница
× Nectarinia verticalis — Зеленоголовая нектарница
Африка. Семисимпатрия. Случайная Гб (интрогрессивная Гб?). Известен 1 Г из зоны симпатрии (вост. Экваториальная Африка). Не исключено, что форма N. a.marungensis представляет собой стабилизированное скопление Г. Prigogine, 1984.
Nectarinia amethystina — Аметистовая нектарница
× Nectarinia fuliginosa — Кармелитка
Африка. Семисимпатрия (Ангола, Заир). Случайная Гб. Известен 1 Г самец. Chapin, 1954. (По Meise, 1975 — зона Гб).
Nectarinia fuliginosa × N. amethystinae
Nectarinia loveridgei — Нектарница Лавриджа
× Nectarinia mediocris — Восточная двуожереловая нектарница
Африка. Парапатрия. Широкая Гб. Скопление Г в вост. Танзании рассматривается как гибридогенный вид N. moreaui. Stuart, van der Willigen, 1980.

Nectarinia mediocris — Восточная двуожереловая нектарница × N. loveridgei;
× Nectarinia stuhlmanni — Двуожереловая нектарница Штульмана.
Африка. Аллопатрия (парапатрия?). Широкая Гб. Фенотипически изменчивое скопление Г в ю.-в. Заире рассматривается как гибридогенный вид N. prigoginei. Benson, Prigogine, 1981.

Nectarinia rubescens × N. adelberti
Nectarinia stuhlmanni × N. mediocris
Nectarinia verticalis × N. alinae
Panaeola — см. Nectarinia

СЕМ. DICAEIDAE — ЦВЕТОЕДОВЫЕ

Dicaeum cruentatum — Алоспинный цветоед

× Dicaeum ignipectus — Огненногрудый цветоед

Гималаи, ю.-в. Азии, Зондские о-ва, Филиппинские о-ва. Семисимпатрия. Случайная Г. Известен Г самец из южн. Китая. Gray, 1958.

× Dicaeum trochileum — Алоголовый цветоед

Гималаи, ю.-в. Азия, Зондские о-ва. Семисимпатрия. Случайная Гб. Предположительный Г самец с о. Калимантан. Gray, 1958.

Dicaeum ignipectus × D. cruentatum

Dicaeum trochileum × D. cruentatum

Pardalotus melanocephalus — Черноголовый пардалот [8]

× Pardalotes substriatus *

Австралия. Семисимпатрия. Широкая Гб. В узкой зоне Гб на Ю.-З. шт. Квинсленд Г преобладают над особями с фенотипами родительских форм. В этом же регионе обитают формы striatus и ornatus (=substriatus×striatus), которые не дают Г с melanocephalus. Salomonsen, 1961.

× Pardalotus uropygialis *

Австралия. Семисимпатрия (парапатрия). Широкая Гб. Обширная зона Гб на п-ове Кейп-Йорк (с.-в. Австралия). В центре гибридной зоны 100 % особей Г. Salomonsen, 1961.

Pardalotus ornatus *

× Pardalotus striatus — Полосатый пардалот

Австралия, Тасмания. Семисимпатрия (В. шт. Виктория). Случайная Гб. Известен только 1 Г между P. ornatus (=striatus×substriatus) и P. striatus. Salomonsen, 1961.

× Pardalotus substriatus

Австралия. Семисимпатрия (В. шт. Виктория). Ограниченная (случайная?) Гб. Описано 5 (6?) Г. Salomonsen, 1961.

Pardalotus punctatus — Пятнистый пардалот

× Pardalotus xanthopygus — Желтопоясничный пардалот

Австралия. Парапатрия (южн. Австралия). Широкая Гб. На Ю.-З. шт. Виктория из 73 добытых экземпляров 49 имели признаки гибридного происхождения. Вокализация сходна, максимальные различия обнаружены в песнях. Характер пения конвергирует в зоне контакта. Short et al., 1983a; Woinarski, 1984.

Pardalotus striatus — Полосатый пардалот × P. ornatus;

× Pardalotus substriatus *

Австралия, Тасмания. Семисимпатрия (?). Интрогрессивная Гб. В зоне контакта на В. шт. Виктория гибридогенная форма ornatus, которая ныне лишь ограниченно гибридизирует с обеими родительскими формами (см. P. ornatus). Предполагается интрогрессия генов striatus в ареал substriatus. Keast, 1961; Salomonsen, 1961.

Pardalotus substriatus × P. melanocephalus; P. ornatus; P. striatus

Pardalotus uropygialis × P. melanocephalus

Pardalotus xanthopygus × P. punctatus

---

[8] Г. Вольтерс (Wolters, 1982) рассматривает формы striatus, substriatus, ornatus (монотипические), melanocephalus и uropygialis (политипические) как «группы подвидов» внутри единого вида P. striatus.

СЕМ. ZOCTEROPIDAE — БЕЛОГЛАЗКОВЫЕ

Zosterops lateralis
×Zosterops tenuirostris
Австралия, о. Норфолк. Аллопатрия — семисимпатрия. Ограниченная Гб. После вселения Z. lateralis в ареал Z. tenuirostris (о. Норфолк) в серии из 110 экз. обнаружено 3 Г. Позже Г не отмечались. Изменения фенотипа Z. lateralis после вселения на о. Норфолк объясняют как результат «смещения признаков». Grant, 1978.

Zosterops tenuirostris×Z. lateralis
Zosterops pallidus — Бледная белоглазка
× Zosterops virens — Зеленая белоглазка*
Южн. Африка. Парапатрия. Ограниченная — широкая Гб. «Группы подвидов». Ограниченная Гб между Z. p. sundevalli и Z. v. coniviridis; широкая Гб между Z. p. atmorii и Z. v. virens. Clancey, 1967, 1986.
Zosterops virens × Z. pallidus

СЕМ. VIREONIDAE — ВИРЕОНОВЫЕ

Vireo flavifrons — Желтогорлый виреон
× Vireo solitarius — Сероголовый виреон
Сев. и Центр. Америка. Семисимпатрия. Случайная Гб. Г из Гватемалы описан как «Vireosylvia propinqua». Peters, 1968.

Vireo solitarius × V. flavifrons

СЕМ. PARULIDAE — АМЕРИКАНСКИЕ СЛАВКОВЫЕ

Dendrioca auduboni — Славка Одюбона *
× Dendroica coronata — Миртовый певун
Сев. Америка. Парапатрия. Интрогрессивная Гб. Гибридная зона длиной около 400 км (от ю.-в. Аляски до центр. районов Британской Колумбии). Ширина собственно гибридной зоны 55—110 км. В ее пределах доля Г местами достигает 100 %, хотя чаще местные популяции включают в себя особей с разными фенотипами в соотношении auduboni : Г : coronata= =13—35 : 37—85 : 20—63. Зона явной интрогрессии шириной320—480 км. Влияние интрогрессии прослеживается на сотни километров в ареалах родительских форм, где 18—29 % особей оказываются носителями чуждых генов. Генетическая дистанция, по Нею, равна по разным источникам 0,0060—0,0249. Hubbard, 1969; Barrowclough, 1980; Grudzien, Moore, 1986.

× Dendroica graciae — Славка Грейса
Сев. Америка. Семисимпатрия. Известен 1 Г. Bledsoe, 1988

Dendroica castanea — Каштановогрудая славка
× Dendroica coronata — Миртовый певун
Сев. Америка. Семисимпатрия. Случайная Гб (1 Г из шт. Массачусетс). Banks, Baird, 1978

× Dendroica fusca — Угольная славка
Сев. Америка. Семисимпатрия. Случайная Гб. Самку D. fusca наблюдали в Зап. Виргинии (вид отмечен впервые) в паре с самцом D. castanea у гнезда с птенцами. Hurley, Jones, 1983

× Dendroica striata — Черношапочная славка
Сев. Америка. Семисимпатрия. Случайная Гб. Известен Г самец из шт. Мичиган. Cockrum, 1952.

Dendroica cerulea — Лазурная славка
× Mniotilta varia — Черно-белая славка
Сев. Америка. Семисимпатрия. Случайная Гб. Г (взрослый самец) добыт в шт. Луизиана. Parkes, 1978.

Dendroica coronata — Миртовый певун × D. auduboni; D. castanea;
× Dendroica pinus — Сосновая славка
Сев. Америка. Аллопатрия — семисимпатрия. Случайная Гб. Hubbard, 1977 (цит. по: Bledsoe, 1988)

× Dendroica townsendi — Славка Таунсенда
Сев. Америка. Семисимпатрия (С.-В. Канады). Случайная ГБ. McCaskie, 1984.

Dendroica dominica — Желтогорлая славка
× Parula americana — Древесница
Сев. Америка. Семисимпатрия. Случайная Гб. Известно 2 Г. Cockrum, 1952; Bledsoe, 1988.

Dendroica fusca — Угольная славка × D. castanea;
× Mniotilta varia — Черно-белая славка
Сев. Америка. Семисимпатрия. Случайная Гб. Parkes, 1983 (цит. по Bledsoe, 1988).

Dendroica graciae × D. auduboni
Dendroica nigrescens — Черногорлая серая славка
× Dendroica occidentalis — Славка-отшельник
Сев. Америка. Семисимпатрия. Случайная Гб? Самца Г наблюдали в шт. Орегон (возможно, это Г D. occidentalis × D. townsendi). Mickel, 1985.

Dendroica occidentalis — Славка-отшельник
× Dendroica townsendi — Славка Таунсенда
Сев. Америка. Семисимпатрия. Ограниченная Гб. Из зап. районов локальной зоны симпатрии (шт. Орегон, Вашингтон) описано 9 Г самцов (F_1 и по крайней мере 6 баккросссов) и 1 самка. Наблюдали еще 16 Г; большинство из них также, вероятно, потомки возвратных скрещиваний. Песни родительских форм хорошо различаются, все Г обладают песней D. townsendi. Morrison, Hardy, 1983.

Dendroica pinus × D. coronata
Dendroica striata — Черношапочная славка × D. castanea;
× Dendroica tigrina — Тигровая славка
Сев. Америка. Симпатрия. Случайная Гб. Cockrum, 1952.

× Seiurus noveboracensis — Северный водяной дрозд
Сев. Америка. Симпатрия. Случайная Гб. Песни резко различны. Описан неполовозрелый Г самец с нормально развитыми гонадами (не исключено, что это Г S. noveboracensis×D. tigrina). Short, Robbins, 1967; Parkes, 1978.

Dendroica tigrina × D. striata
Dendroica townsendi × D. coronata; D. occidentalis
Geothlypis philadelphia — см. Oporornis philadelphia
Geothlypis tolmiei — см. Oporornis tolmiei
Geothlypis trichas — Желтозоб
× Oporornis philadelphia — Утренняя славка
Сев. Америка. Семисимпатрия. Случайная Гб. Взрослый самец Г добыт в шт. Коннектикут (США). Bledsoe, 1988.

Mniotilta varia × Dendroica cerulea; D. fusca

Oporornis formosus — Кентукийская славка
× Vermivora pinus — Голубокрылая червеедка
Сев. Америка. Семисимпатрия. Случайная Гб. Один из Г описан как «Helmintophaga cintinnatiensis». Gray, 1958; Bledsoe, 1988.

Oporornis philadelphia — Утренняя славка × Geothlypis trichas;
× Oporornis tolmiei — Славка Макгилливри
Сев. Америка. Парапатрия — семисимпатрия. Ограниченная Гб. Зона контакта в пров. Альберта (Канада), в верховьях рек Атабаска и Норт-Саскачеван. В 3 точках найдены смешанные популяции, в 2 из них присутствовали Г (4Г из добытых 5 самцов; 1Г из 2 самцов). Г добывали и за пределами зоны контакта (США, шт. Канзас, Висконсин и др.). Cox, 1973; Patti, Myers, 1976; Hall, 1979.

× Vermivora pinus — Голубокрылая червеедка
Сев. Америка. Семисимпатрия. Случайная Гб. Cockrum, 1952.
× Wilsonia canadensis — Канадская славка
Сев. Америка. Симпатрия. Случайная Гб. Известен 1 Г. Bledsoe, 1988.

Oporornis tolmiei × O. philadelphia
Parula americana — Древесница × Dendroica dominica;
× Setophaga ruticilla — Американская горихвостка
Сев. Америка. Семисимпатрия. Случайная Гб. Gray, 1958.

Seiurus noveboracensis × Dendroica striata (или D. tigrina)
Setophaga ruticilla × Parula americana
Vermivora chrysoptera — Золотокрылая червеедка
× Vermivora pinus — Голубокрылая червеедка
Сев. Америка. Семисимпатрия. Регулярная (интрогрессивная?) Гб. До середины XIX в. ареалы перекрывались незначительно (исходно — аллопатрия). На рубеже XIX и XX вв. начинается интенсивное расселение обоих видов к В. и V. pinus — к С., в ареал V. chrysoptera. Расселение связывают с процессом зарастания сельскохозяйственных угодий, покидаемых в это время мелкими фермерами. К концу 70-х гг. нашего века уже почти весь ареал V. chrysoptera входит в обширную зону симпатрии, охватывающую С.-В. США от рек Миссисипи и Огайо до Великих Озер и атлантического побережья (к С. от шт. Нью-Джерси). Интенсивность Гб резко увеличилась с 20-х гг. XX в. Она различна в разных регионах (обычно порядка 5—10 %, максимальная доля промежуточных фенотипов не превышает 15 %). Резкие различия в окраске видов иногда приписывают действию 2 пар аллелей. По этой схеме 25 % Г неотличимы от родительских форм. В действительности изменчивость Г континуальна, свыше 70 % Г неотличимы в поле от родительских форм. В целом Гб приводит к интрогрессии. Обратные скрещивания — обычное явление. Известен случай размножения самца Г на протяжении 6 лет, описаны скрещивания Г inter se. Нет свидетельств отбора против Г и выработки изолирующих преград.

Результатом Гб является «вытеснение» автохтонных популяций V. chrysoptera пришлой V. pinus, что грозит полным исчезновением первого вида. Этому могут способствовать и чисто экологические факторы (наступающая V. pinus предпочитает более поздние стадии растительных сукцессий, что дает ей преимущество в условиях зарастания бывших сельскохозяйственных земель). Процесс изменений фенотипического состава смешанных популяций в автохтонном ареале V. chrysoptera проходит 5 стадий. На последней стадии полностью доминирует фенотип «pinus»

(более изменчивый, чем в чистых популяциях этого вида), наряду с которым эпизодически встречается промежуточный фенотип «Lawrence's».

В смешанных популяциях не действенны ни биотопические, ни хронографические факторы сегрегации. Территории пар обоих видов широко перекрываются. Межвидовые различия в вокализации значительны. Распознавание конспецифических песен (в эксперименте) лучше выражено у самцов из симпатрических популяций. Это склонны объяснять скорее индивидуальным обучением, чем результатом отбора на стереотипность акустической дифференциации. Г поют по типу одного либо другого вида или же имеют в своем репертуаре песни обоих. Изредка особи с фенотипом одного вида по характеру пения соответствуют другому. Parkes, 1951; Short, 1963, 1964, 1969a, b; Godfrey, 1966; Ficken, Ficken, 1967; Gill, Murray, 1972; Murray, Gill, 1976; Gill, 1980; Confer, Кпарр, 1981; Carpenter, 1984; Crook, 1984.

Vermivora peregrina — Теннесийская славка
× Vermivora ruficapilla — Нэшвильская славка
Сев. Америка. Семисимпатрия. Случайная Гб. Известен 1 Г. Bledsoe, 1988.

Vermivora pinus × Oporornis formosus; O. philadelphia; Vermivora chrysoptera

Vermivora ruficapilla × V. peregrina

Wilsonia canadensis × Oporornis philadelphia

СЕМ: PLOCEIDAE — ТКАЧИКОВЫЕ

ПОДСЕМ. PASSERINAE — ТИПИЧНЫЕ ВОРОБЬИ

Passer castanopterus — Сомалийский воробей
× Passer domesticus — Домовый воробей
Евразия, сев. Африка. Аллопатрия. Случайная Гб. Добыт Г самец в небольшой колонии P. castanopterus на Ю. Сомали. Ближайшие места гнездования «домовых» воробьев группы indicus (форма rufidorsalis) расположены на крайнем С.-З. п-ова Сомали. Ash, Colston, 1981; Lewis, 1984.

Passer diffusus — Южный сероголовый воробей *
× Passer griseus — Сероголовый воробей
Африка. Семисимпатрия (Замбия, сев. Зимбабве). Изоляция — Гб (размах не выяснен). Не гибридизируют в Замбии, Гб на крайнем С. Зимбабве. Dowsett, Dowsett-Lemaire, 1980.

Passer domesticus — Домовый воробей × P. castanopterus
× Passer hispaniolensis — Черногрудый воробей *
Евразия, сев. Африка. Парапатрия — семисимпатрия. Случайная Гб — интрогрессивная Гб (слияние видов). Зона перекрывания ареалов с умеренной регулярной Гб в сев. Алжире или с ограниченной Гб на Пиренейском п-ове. Нестабилизированные гибридные локальные популяции в изолированных друг от друга оазисах центр. и вост. Алжира и южн. Туниса (P. d. tingitanus × P. h. hispaniolensis; Г описаны под именами «bergeri», «fluckigeri», «ahasfer»). Стабилизированные гибридные популяции (P. d. domesticus × P. h. hispaniolensis) на С. Апеннинского п-ова («P. italiae»), на о-вах Корсика и Крит (тот же фенотип), Сицилия и Мальта («maltae»). Не найдено свидетельств изменения фенотипического состава популяций в этих регионах за последние 100 лет. В области недавнего расселения P. hispaniolensis в ареал P. d. domesticus в Румынии

и Болгарии единичные случаи Гб. Гибридогенный P. italiae гибридизирует с P. d. domesticus в южн. Швейцарии (до долины р. Роны на севере), в южн. Тироле и на С.-З. Югославии. В Швейцарии ширина зоны интерградации 30—35 км, Г составляют 18,5 % смешанной популяции. В Тироле и в Югославии P. italiae расселяется к С. и к В., вытесняя P. domesticus. Диплоидные числа P. domesticus и P. hispaniolensis (восточная форма transcaspicus) одинаковы (76), NF различны (94 и 90) за счет робертсоновских перестроек в хромосомах 7 и W. Этологически домовый и испанский воробьи хорошо дифференцированы. Meise, 1936; 1975; Cheke, 1966; Papadopol, 1966; Klaas, 1967; Johnston, 1969; Summers-Smith, Vernon, 1972; Bulatova, 1973; Baumgart, Stephan, 1974, 1975; Konigstedt, Robel, 1977; Sultana, 1978; Shifferli, Shifferli, 1980; Groseli, 1981; Metzmacher, 1986; Saccarao, 1986.

× Passer indicus — Индийский воробей *

С.-в. Африка, Евразия. Парапатрия — семисимпатрия (Египет, южн. Ирак, Средняя Азия, Казахстан). Регулярная (?) Гб. В области симпатрии P. i. bactrianus (= P. d. griseogularis) × P. d. domesticus Гб ограничена экологическими барьерами. В серии из 110 экз. 7 признаны Г. Однако ввиду большого фенотипического сходства данных форм процент Г самцов может быть сильно занижен, а выявление Г самок вообще невозможно. По степени этологической дифференциации домовый и индийский воробьи не превышают подвидового уровня. Зарудный, 1896; Gavrilov, 1965; Гаврилов, Корелов, 1968; Stephan, 1982; настоящая работа, 3.6.

× Passer italiae — Итальянский воробей *

Евразия, сев. Африка. Парапатрия (с.-в. Средиземноморье). Широкая Гб. P. italiae — гибридогенная форма (часто рассматривается как подвид P. domesticus). См. P. domesticus × P. hispaniolensis.

× Passer montanus — Полевой воробей

Евразия, сев. Африка (P. domesticus имеет почти космополитическое распространение после интродукции в другие регионы). Семисимпатрия. Случайная Гб. В Европе Г описывались неоднократно. Наблюдали копуляцию самца P. montanus с самкой P. domesticus. Описано поведение пары (самец Г × самка P. domesticus), выкармливающей птенцов. Г может быть следствием промискуитетных наклонностей P. montanus, ведущих к частым внебрачным копуляциям. Гб можно искусственно индуцировать перекладыванием яиц из гнезд одного вида в гнезда другого (с последующим запечатлением птенцов на приемных родителей). В неволе смешанная пара (самец P. domesticus × самка P. montanus) за 2 года имела 7 кладок по 3—6 яиц (всего 31—32 яйца); покинули гнезда 7 молодых, которые внешне были более сходны с P. domesticus. Виды различаются по числу хромосом (76 у P. domesticus, 78 у P. montanus), NF одинаковы (94). Meise, 1951; Richardson, 1957; Gray, 1958; Nyholm, 1966; Ruprecht, 1967; Cheke, 1969; Bulatova et al., 1972; Bulatova, 1973; Andersen, 1978; Фетисов, 1981; Groseli, 1981, 1985; Albrecht, 1983; Hume, 1983; Jenni, Schaffner, 1984.

Passer gongoensis — Сомалийский сероголовый воробей

× Passer suahelicus — Сахельский сероголовый воробей

Вост. Африка. Парапатрия — семисимпатрия. Случайная Гб. Иногда обе формы рассматриваются в качестве «групп подвидов» в составе вида P. griseus. Wolters, 1982; Prigogine, 1984.

Passer griseus × P. diffusus
Passer hispaniolensis — Черногрудый воробей × P. domesticus;
× Passer indicus — Индийский воробей
Евразия, сев. Африка. Семисимпатрия. Случайная Гб. Зона симпатрии охватывает Иран, Афганистан, зап. Пакистан, в СССР — бассейны Амударьи и Сырдарьи, южн. Казахстан. Гб редка. Известно около 10 Г. Г плодовиты в возвратных скрещиваниях. Этологическая дифференциация хорошо выражена, экологические барьеры в большинстве случаев отсутствуют. Голованова, Попов, 1962; Панов, Раджабли, 1972; Stephan, 1982; настоящая работа, 3.6.

× Passer italiae — Итальянский воробей
Евразия, сев. Африка. Парапатрия (Ю. Апеннинского п-ова). Интрогрессивная Гб. Клинальный переход от сев. популяций с фенотипом italiae к южн. популяциям с фенотипом, близким к P. hispaniolensis. Cheke, 1966; Johnston, 1969.

× Passer montanus — Полевой воробей
Евразия, сев. Африка. Семисимпатрия. Случайная Гб. Известен Г с о. Мальта. Smith, Borg, 1976.

Passer indicus × P. domesticus; P. hispaniolensis
Passer italiae — Итальянский воробей × P. domesticus; P. hispaniolensis.
× Passer montanus — Полевой воробей
Евразия. Семисимпатрия (Апеннинский п-ов). Случайная Гб. Упоминаются предположительные Г. Gray, 1958.
Passer montanus × P. domesticus; P. hispaniolensis; P. italiae
Passer suahelicus × P. gongoensis
Pyrgitopsis grisea — см. Passer griseus

ПОДСЕМ. PLOCEINAE — ТКАЧИКИ

Ploceus cucullatus — Деревенский ткачик
× Ploceus nigerrimus — Ткачик Виелотта
Африка. Семисимпатрия (зап. Экваториальная Африка). Случайная Гб. Prigogine, 1984; Colston, Curry-Lindahl, 1986.
Ploceus nigerrimus × P. cucullatus
Textor — см. Ploceus

ПОДСЕМ. VIDUINAE — ВДОВУШКИ

Hypochera funerea — см. Vidua funerea
Steganura paradisaea — см. Vidua paradisaea
Tetraenura regia — см. Vidua regia
Vidua funerea — Черная индиговая птица
× Vidua macroura — Острохвостая вдовушка
Африка. Семисимпатрия. Случайная Гб. Известно 5 предположительных Г из южн. Африки. Payne, 1980.

× Vidua raricola — Редкостная вдовушка
Африка. Семисимпатрия (зап. Экваториальная Африка). Случайная Гб в результате посещений самками песенных постов неконспецифических самцов (для вдовушек характерен промискуитет: самка посещает поющих самцов только для копуляции, а затем откладывает яйца в гнезда вьюрковых ткачиковых Estrildidae). Payne, Groschupf, 1984.

Vidua macroura × V. funerea

Vidua paradisaea — Райская вдовушка

× Vidua purpurascens — Темная индиговая птица

Африка. Семисимпатрия. Случайная Гб. В Замбии наблюдали 2 Г самцов, один из которых удерживал песенный пост, изгоняя с места своего тока другого Г и самцов V. paradisaea. В поведении Г элементы, характерные для V. paradisaea, сочетались с промежуточными между V. paradisaea и V. purpurascens. Песня была характерной для первого вида. Ранее в Замбии и Зимбабве наблюдали еще 4 предположительных Г. Payne, 1980.

× Vidua regia — Копьехвостая вдовушка

Африка. Семисимпатрия. Случайная Гб. Известен 1 Г из южн. Африки (Претория). Payne, 1980.

Vidua purpurascens × V. paradisaea

Vidua raricola × V. funerea

Vidua regia × V. paradisaea

ПОДСЕМ. ESTRILDINAE — ВЬЮРКОВЫЕ ТКАЧИКИ

Estrilda rhodopyga — Розовопоясничный воскоклюв

× Estrilda troglodytes — Чернопоясничный воскоклюв

Африка. Семисимпатрия (Судан, Эфиопия). Изоляция — интрогрессивная Гб. В Африке репродуктивно изолированы. Арабский воскоклюв E. rufibarba, обитающий изолированно от названных видов на Ю.-З. Аравийского п-ова, рассматривается как продукт их Гб. Wolters, 1985.

Estrilda troglodytes × E. rhodopyga

Lonchura castaneothorax — Коричневогрудый вьюрок

× Lonchura flaviprymna — Желтопоясничный вьюрок

Австралия, Новая Гвинея. Семисимпатрия (сев. Австралия). Регулярная Гб. Г фертильны. Immelmann 1962; Goodwin, 1982.

Lonchura flaviprymna × L. castaneothorax

Lonchura malacca — Каштановая муния

× Lonchura striata — Белоспинная муния

Ю.-В. Азия, Зондские о-ва. Симпатрия. Случайная Гб. Описан 1 Г. Tubb, 1966.

Lonchura striata × L. malacca

Uraeginthus angolensis — Синий воскоклюв

× Uraeginthus bengalus — Краснощекий синий воскоклюв

Африка. Семисимпатрия (Заир, Ангола). Случайная Гб. Описан 1 предположительный Г. Francis, 1975.

Uraeginthus bengalus × U. angolensis

СЕМ. ICTERIDAE — АМЕРИКАНСКИЕ ИВОЛГИ

Agelaius phoeniceus grandis — Большой краснокрыл *

× Agelaius phoeniceus gubernator — Краснокрыл-губернатор *

Новый Свет. Парапатрия. Изоляция — интрогрессивная Гб. Эти формы, рассматриваемые в качестве подвидов, вступают во вторичный контакт на Ю. Мексики. В вост. части зоны контакта (недавняя экспансия A. p. grandis с Ю. в ареал A. p. gubernator) имеют место экологическая сегрегация и этологическая изоляция. При малочисленности A. p. grandis они формируют собственную колонию и не взаимодействуют с гнездящи-

мися в сфере их видимости и слышимости A. p. gubernator. В зап. части зоны контакта обнаружено скопление Г. Формы различаются деталями окраски самцов, общим типом окраски самок, степенью развития полового дихроматизма и особенностями песенного поведения. Hardy, Dickerman, 1965.

Agelaius phoeniceus gubernator × A. p. grandis

Agelaius sp.

× Cassidix sp.

Новый Свет. Семисимпатрия. Случайная Гб (?). Предполагаемый Г между видами этих родов описан из шт. Аризона (США). Другие трактовки происхождения этого экземпляра: Euphagus cyanocephalus × Xanthocephalus xanthocephalus или Quiscalus sp. × X. xanthocephalus. Phillips et al., 1964.

Cassidix major — Челнохвостый вороний дрозд

× Cassidix mexicanus — Большехвостый вороний дрозд

Новый Свет. Парапатрия — семисимпатрия (США: Ю. шт. Техас). Случайная Гб. Симпатричны в узкой зоне перекрывания ареалов (порядка 100 × 150 км). Вторичный контакт установился в прошлом веке в результате расселения C. mexicanus на В., в ареал второго вида. Исходно предпочитают местообитание с разной степенью увлажнения, но в зоне симпатрии нередко гнездятся смешанными колониями. Самцы различаются общими пропорциями, самки чрезвычайно сходны. Описаны многочисленные (системные) различия в вокализации и количественные — в моторике демонстративного поведения. Известен один бесспорный Г (самец) и 4 предположительных. Selander, Giller, 1961.

Cassidix mexicanus × C. major

Cassidix sp. × Agelaius sp.

Euphagus cyanocephalus — Вороний дрозд Бревера

× Xanthocephalus xanthocephalus — Желтоголовый вороний дрозд

См. Agelaius sp. × Cassidix sp.

Icterus bullockii — Иволга Баллока *

× Icterus galbula — Балтиморская иволга

Сев. Америка. Парапатрия — семисимпатрия. Интрогрессивная Гб. Вторичный контакт по линии длиной около 2300 км от ю.-в. Альберты (южн. Канада) до сев. Техаса. Ширина области перехода от фенотипически чистых популяций одной формы к фенотипически чистым популяциям другой — до 300 км, ширина собственно гибридной зоны (где большинство фенотипов промежуточны) — до 160 км. И самцы, и самки данных форм хорошо различаются по окраске и особенностями посткраниального скелета. Различия достоверны по 18 размерным признакам из 26 у самцов, по 13 — у самок. Генетическая дистанция, по Нею, 0,0035. У северного края гибридной зоны (Альберта, Саскачеван) предполагается расширение ареала I. galbula к З. (и отступание в том же направлении I. bullockii) в период с конца XIX в. до 70-х гг. XX в. Тот же процесс, приводящий к смещению ареалов панмиктических гибридных популяций («центра» гибридной зоны) в зап. направлении, имеет место, как полагают, и в более южных р-нах (бассейн р. Платт на Ю.-З. шт. Небраска и на С.-В. шт. Колорадо). Здесь центр гибридной зоны сместился к З. примерно на 200 км с середины 1950-х до середины 1970-х гг. (мы не исключаем возможности артефакта выборок. — *Е. П.*). По мнению авторов, характер изменений фенотипического состава местных популяций

может указывать на увеличение в этот период ассортативности скрещиваний и (или) на усиление отбора против Г. Гипотеза ассортативности находит некоторое подтверждение в данных анализа аллельных частот. Вместе с тем не получено указаний на становление ассортативности или отбора против Г в 370 км южнее (в ю.-з. Канзасе) между серединой 1960-х и концом 1970-х гг. За это время здесь не произошло также изменений в пространственном распределении фенотипов самцов. Изменения в характере выборок по самкам указывают на возможность экспансии генов bullockii в вост. направлении — вопреки тому, что имеет место севернее (в Небраске, Колорадо и канадских прериях). Sibley, Short, 1964; Misra, Short, 1974; Corbin, Sibley, 1977; Corbin et al., 1979; Rising, 1983a, b; Grudzien, Moore, 1986.

Icterus chrysater — Желтоспинная иволга
× Icterus mesomelas — Желтохвостая иволга
Центр. и Южн. Америка. Семисимпатрия (от южн. Мексики до Эквадора и Перу). Случайная Гб. Описан Г из Колумбии. В выборке I. chrysater из Панамы и Колумбии (150 экз.) у 7 особей (все из Колумбии) признаки возможной Гб. Olson, 1983.

Icterus galbula × I. bullockii

Icterus mesomelas × I. chrysater

Quiscalus sp. × Xanthocephalus xanthocephalus — Желтоголовый вороний дрозд
См. Agelaius sp. × Cassidix sp.

Sturnella magna — Восточный луговой жаворонок
× Sturnella neglecta — Западный луговой жаворонок
Новый Свет. Семисимпатрия. Ограниченная Гб. В обширной области симпатрии (от южн. Квебека и южн. Онтарио на С.-В. до Оклахомы на Ю.-З.) доля Г оценивается величиной около 3 %, хотя истинный размах Гб оценить трудно из-за большого фенотипического сходства родительских форм (виды-двойники). Концентрация Г возрастает до 6,7 % у зап. пределов распространения S. magna (бассейн р. Платт), где локальные поселения этого вида вкраплены в гуще многочисленного здесь S. neglecta. Экспериментальные скрещивания показывают, что репродуктивный успех смешанных пар (в обеих комбинациях их состава) не ниже, чем конспецифических. Однако в большинстве вариантов скрещиваний с участием Г 100 % яиц не способны к развитию. Фертильность достигала 50 % при скрещиваниях самцов обоих видов с одной из самок F_1, отцом которой был S. neglecta. В условиях полувольного содержания смешанные пары формируются столь же естественно, как и конспецифические. Вокализация S. magna и S. neglecta резко различна по физическим характеристикам и по особенностям организации песен. В зоне симпатрии не обнаружено усиления межвидовых различий в песнях. Симпатрические популяции имеют небольшие морфологические отличия (например, в окраске) от аллопатрических. Попытки трактовать это явление как результат конвергенции, обеспечивающей более эффективную межвидовую коммуникацию (межвидовая территориальность), представляются неубедительными. Lanyon, 1957, 1962, 1966, 1979; Szijj, 1967; Rohwer, 1972, 1973, 1976; Ordal, 1976; Falls, d'Agincourt, 1982.

Sturnella neglecta × S. magna

Xanthocephalus xanthocephalus × Euphagus cyanocephalus, Quiscalus sp.

СЕМ. THRAUPIDAE — ТАНАГРОВЫЕ

Euphonia pectoralis — Коричневобрюхая эуфония
× Euphonia xanthogaster — Оранжевобрюхая эуфония
Южн. и Центр. Америка. Алло-парапатрия. Случайная Гб. Г описан как «E. vittata». Wolters, 1982.

Euphonia xanthogaster × E. pectoralis
Piranga ludoviciana — Западная танагра
× Piranga olivacea — Алая танагра
Сев. Америка. Аллопатрия. Случайная Гб. Из области сближения ареалов на С. центр. США (шт. Кентуки, Миннесота) добыты 2 Г (самцы). Есть упоминание о Г из Аризоны. Tordoff, 1950; Mengel, 1963; Phillips et al., 1964.

× Piranga rubra — Летняя танагра
Новый Свет. Семисимпатрия (В. Сев. Америки). Случайная Гб. Упоминается 1 Г. Cockrum, 1952.

Piranga olivacea × P. ludoviciana
Piranga rubra × P. ludoviciana
Ramphocelus bresilius — Бразильская танагра *
× Ramphocelus carbo — Сероклювая танагра

Южн. Америка. Парапатрия (вост. Бразилия). Интрогрессивная Гб. Высоко изменчивая гибридная популяция в узкой зоне контакта форм R. b. dorsalis и R. c. centralis. Novaes, 1959.

Ramphocelus carbo — Сероклювая танагра × R. bresilius;
× Ramphocelus melanogaster — Чернобрюхая танагра *
Южн. Америка. Парапатрия — семисимпатрия (З. Бразилии). Широкая (интрогрессивная?) Гб. Смешанная популяция типа скопления Г (R. c. subsp. × R. m. transita), изолированная от ареалов обеих родительских форм. Добыто 7 экз., указывающих на возможность интенсивной Гб. Ситуация плохо изучена. Novaes, 1959.

Ramphocelus flammigerus — Огненнопоясничная танагра
× Ramphocelus icteronotus — Желтопоясничная танагра *
Центр. и Южн. Америка. Парапатрия (Колумбия). Интрогрессивная Гб. Гибридная зона длиной порядка 500 км. Переход от фенотипических чистых популяций одного вида к фенотипически чистым популяциям другого в полосе шириной около 80 км. Г преобладают в средней части гибридной зоны шириной 15—20 км. Гибридные популяции описаны как «R. chrysonotus». Sibley, 1958.

Ramphocelus icteronotus — Желтопоясничная танагра × R. flammigerus;
× Ramphocelus passerinnii — Певчая танагра
Новый Свет. Семисимпатрия (Панама). Случайная Гб (?). Есть предположение о гибридном происхождении одной из родительских форм: R. passerinii (синоним: R. uropygialis) = R. carbo × R. melanogaster (см.), или R. carbo × R. dimidiatus, или R. dimidiatus × R. icteronotus. Gray, 1958; Novaes, 1959.

Ramphocelus melanogaster × R. carbo
Ramphocelus passerinii × R. icteronotus
Tangara cayana — Изабеллиновая танагра
× Tangara preciosa — Коричневоспинная танагра

Южн. Америка. Семисимпатрия (Парагвай). Случайная Гб. Предположительный Г описан как T. arnaulti. Wolters, 1982.

Tangara cyanoventris — Красношейная танагра
× Tangara desmaresti — Латунногрудая танагра
Южн. Америка. Семисимпатрия. Случайная Гб. Г описан как «T. gouldi». Wolters, 1982.
Tangara desmaresti × T. cyanoventris
Tangara melanotis — см. Tangara cayana
Tangara preciosa × T. cayana
Thraupis episcopus — см. Thraupis virens
Thraupis palmarum — Пальмовая танагра
× Thraupis virens — Серо-голубая танагра
Новый Свет. Семисимпатрия (Центр. Америка, С. Южн. Америки). Ограниченная Гб. В зоне симпатрии нередко формируют смешанные стаи (Суринам). Известно около 20 Г, в том числе не менее 10 в серии из 27 экземпляров T. palmarum. Haversmidt, 1966.
Thraupis virens × T. palmarum

СЕМ. COERIBIDAE — АМЕРИКАНСКИЕ ЦВЕТОЧНИЦЫ

Chlorophanes spiza — Зеленая гавайская цветочница
× Cyanerpes cyaneus — Красноногая гавайская цветочница
Южн. Америка. Симпатрия. Случайная Гб. Г описан как «Chlorophanes purpurascens». Wolters, 1982.

Conirostrum ferrugineiventre — Белобровый конусоклюв
× Oreomanes fraseri — Гигантский конусоклюв
Южн. Америка. Семисимпатрия (Перу, Боливия). Случайная Гб. Известен Г из Перу. Schulenberg, 1985.
Cyanerpes cyaneus × Chlorophanes spiza
Diglossa brunneiventris — Коричневобрюхая цветочница *
× Diglossa carbonaria — Сероплечая цветочница
Южн. Америка. Аллопарапатрия. Ограниченная Гб. Алловиды (полувиды), вошедшие во вторичный контакт в результате изменения высотных границ лесных местообитаний в Андах после плейстоценовых оледенений. Предполагается возможность более тесных генетических взаимодействий между этими формами в прошлом. Graves, 1982.

× Diglossa humeralis — Черная цветочница
Южн. Америка. Алло-парапатрия. Ограниченная Гб. Взаимоотношения, как в предыдущем случае. Graves, 1982.

Diglossa carbonaria × D. brunneiventris
Diglossa humeralis × D. brunneiventris
Oreomanes fraseri × Conirostrum ferrugineiventre

СЕМ. FRINGILLIDAE — ВЬЮРКОВЫЕ

ПОДСЕМ. EMBERIZINAE — ОВСЯНКОВЫЕ

Ammodramus caudacutus — см. Ammospiza caudacuta
Ammodramus maritimus — см. Ammospiza maritima
Ammodramus savannarum — Воробей-кузнечик
× Passerculus sandvichensis — Саванный воробей
Сев. Америка. Семисимпатрия. Случайная Гб. Известен 1 Г. Dickerman, 1968.

Ammospiza caudacuta — Острохвостый воробей
× Ammospiza maritima — Прибрежный воробей
Сев. Америка. Семисимпатрия. Случайная Гб (?). Наблюдали копуляцию самца A. caudacutus с самкой A. maritima. Montagna, 1942.

× Passerherbulus caudacutus — Воробей Леконта
Сев. Америка. Семисимпатрия. Случайная Гб. Г самец добыт в Онтарио (Канада). Песни родительских видов сходны. Murray, 1986.

Ammospiza leconteii — см. Passerherbulus caudacutus
Ammospiza maritima × A. caudacuta
Coryphospingus cucullatus — Краснохохлый вьюрок
× Coryphospingus pileatus — Серый вьюрок
Южн. Америка. Семисимпатрия (вост. Бразилия). Случайная Гб. Machado, 1975.

Coryphospingus pileatus × C. cucullatus
Cyanocompsa cyanea — Ультрамариновый толстоклюв
× Sporophila caerulescens — Двухошейниковый семеноед
Южн. Америка. Симпатрия. Случайная Гб. Machado, 1975; Coimbra-Filho, Martins Teixeira, 1983.

Cyanoloxia cyanea — см. Cyanocompsa cyanea
Emberiza bruniceps — Желчная овсянка
× Emberiza melanocephala — Черноголовая овсянка
Евразия. Парапатрия. Широкая Гб. Регулярная Гб в узкой зоне перекрывания ареалов на С. Ирана. Формирующаяся зона вторичного контакта по левобережью нижнего течения р. Волга (крайний В. Казахстана) не изучена. Haffer, 1977а; Волчанецкий, 1950; настоящая работа, 3.4.

Emberiza cirlus — Огородная овсянка
× Emberiza citrinella — Обыкновенная овсянка
Евразия, Сев. Африка. Семисимпатрия (Европа). Случайная Гб. Известен 1 Г. Gray, 1958.

Emberiza citrinella — Обыкновенная овсянка × E. cirlus;
× Emberiza leucocephalos — Белошапочная овсянка
Евразия. Семисимпатрия (Зап. и Средняя Сибирь). Ограниченная Гб — широкая Гб. Область перекрывания ареалов простирается на 2,5 тыс. км с З. на В. и местами на 2 тыс км с С. на Ю. В большинстве изученных смешанных популяциях не менее 75 % пар состоят из конспецифических партнеров. Доля Г колеблется от 3 % (Алтай, Ю. Средней Сибири) до 54 % в с.-в. Казахстане, где локализовано скопление Г. Видовые песни различаются деталями структуры, но в зоне симпатрии различия нивелируются. Панов, 1973б; настоящая работа, 3.5.

× Emberiza schoeniclus — Камышовая овсянка
Евразия. Семисимпатрия. Случайная Гб (?). Есть упоминания о Г из природы. Gray, 1958.

Emberiza leucocephalos × E. citrinella
Emberiza melanocephala × E. bruniceps
Emberiza schoeniclus × E. citrinella
Junco aikeni — Белокрылый юнко *
× Junco oreganus — Розовобокий юнко *
Сев. Америка. Алло-парапатрия. Случайная Гб. Гнездовые ареалы разобщены, контакт возможен на зимовках. Известны 4 случая Гб в участках ареала J. aikeni, ближайших к ареалу J. o. mearnsi. Miller, 1941; Short, 1969а.

Junco caniceps — Сероголовый юнко *
× Junco oreganus — Розовобокий юнко *
Сев. Америка. Алло-парапатрия — парапатрия. Интрогрессивная Гб. Гибридная зона (J. c. caniceps × J. o. mearnsi) на С. шт. Невада и Юта и на Ю. шт. Айдахо. Скопления Г в межареальном пространстве (J. c. caniceps и J. o. thurberi). Miller, 1941; Meise, 1975.

Junco hyemalis — Шиферный юнко
× Junco oreganus — Розовобокий юнко *
Сев. Америка. Парапатрия (зап. Канада). Ограниченная Гб (?) — интрогрессивная Гб. Гибридная зона длиной около 2 тыс. км (от ю.-з. областей провинции Юкон через Британскую Колумбию до Ю. провинции Альберта). Стабилизированная гибридная популяция «hyemalis cismontanus» (J. h. hyemalis × J. o. montanus), представители которой гибридизируют с J. h. hyemalis. Miller, 1941; Meise, 1975.

× Zonotrichia albicollis — Белогорлая зонотрихия
Сев. Америка. Симпатрия. Случайная Гб. С 1882 по 1982 г. описано 10 Г. Среди них 5 самцов (4 взрослые) и 2 самки (1 взрослая). Пол прочих экземпляров не определен. Short, Simon, 1965; Mease, 1982.

× Zonotrichia atricapilla — Золотошапочная зонотрихия
Сев. Америка. Семисимпатрия. Случайная Гб (?). Mayr, Short, 1970.

Junco oreganus × J. aikeni; J. caniceps; J. hyemalis
Melospiza melodia — Певчий воробей
× Zonotrichia leucophrys — Беловенечная зонотрихия
Сев. Америка. Семисимпатрия. Случайная Гб. Известен 1 Г. Dickerman, 1961.

Oryzoborus angolensis — Малый зерноядный вьюрок
× Oryzoborus crassirostris — Большеклювый зерноядный вьюрок
Южн. Америка. Симпатрия. Случайная (регулярная?) Гб. Упоминаются Г из Бразилии. Gray, 1958.

× Oryzoborus funereus — Траурный зерноядный вьюрок *
Центр. и Южн. Америка. Алло(пара)патрия. Регулярная Гб. Добыто 5 Г из разреженной смешанной популяции, населяющей область сближения ареалов (межареальное пространство) родительских форм на С.-З. Колумбии. Olson, 1981.

× Sporophila caerulescens — Двуожереловый семеноед
Южн. Америка. Симпатрия. Случайная Гб. Machado, 1975.

Oryzoborus crassirostris × O. angolensis
Oryzoborus funereus × O. angolensis
Passerculus sandvichensis × Ammodramus savannarum
Passerherbulus caudacutus × Ammospiza caudacuta
Pipilo erythrophthalmus — Восточный тауи
× Pipilo maculatus — Пятнистый тауи *
Сев. и Центр. Америка. Парапатрия. Интрогрессивная Гб. Зона контакта и Гб от Саскачевана и Манитобы (Канада) на С. до сев. Канзаса (США) на Ю. Клинальный переход от P. maculatus на З. к P. erythrophthalmus на В. в р-не границы Канады и США (южн. Манитоба, С. сев. Дакоты) и по долине р. Платт в Небраске. По среднему ее течению популяции с промежуточными фенотипами. Между названными двумя трансектами популяции с явным преобладанием признаков maculatus и фенотипически чистые P. maculatus. Rising, 1983a.

Pipilo maculatus — Пятнистый тауи * × P. erythrophthalmus;
× Pipilo ocai — Ошейниковый тауи *

Сев. и Центр. Америка. Алло-парапатрия—парапатрия—семисимпатрия (Мексика). Изоляция — интрогрессивная Гб. На крайнем Ю. Мексики (шт. Оаксака) симпатричны (P. m. oaxacae, P. o. brunnescens) и не гибридизируют друг с другом. В выборке из 55 экземпляров обоих видов ни одного Г. Изоляция поддерживается частичной высотной сегрегацией. Севернее, в р-не вулкана Орисаба — симпатрия и симбиотопия с ограниченной Гб (P. m. maculatus × P. o. ocai.). В выборке из 100 особей 13 (13 %) фенотипических Г. На В. южн. Мексики (окрестности Гвадалахара) гибридная популяция типа скопления Г, пространственно изолированная от ареалов P. m. griseopygius (дистанция около 110 км) и P. o. alticola (около 50 км). На трансекте через центр. Мексику (Гвадалахар — вулкан Орисаба) — переход от P. o. alticola к P. m. maculatus через серию полуизолированных друг от друга промежуточных популяций гибридогенного происхождения, фенотипически уникальных и достигших частичной стабилизации («ocai nigrescens», «maculatus macronyx», «m. vulcanorum»). Sibley, 1950, 1954; Sibley, West, 1958; Sibley, Sibley, 1964; Meise, 1975; Wolters, 1982.

Pipilo ocai × P. maculatus

Plectrophenax hyperboreus — Американская пуночка *
× Plectrophenax nivalis — Пуночка

Голарктика. Алло-парапатрия — семисимпатрия (Берингия). Ограниченная Гб в результате проникновения P. hyperboreus в ареал P. nivalis на о. Св. Лаврентия. Наблюдали 2 смешанные пары (самцы P. hyperboreus × × самки P. nivalis). У одной из этих пар имелось гнездо, которое не удалось осмотреть. На Аляске отмечали повышение изменчивости окраски пуночек. Sealy, 1969.

Plectrophenax nivalis × P. hyperboreus

Pooecetes gramineus — Вечерний воробей
× Spizella pusilla — Полевая спизелла

Сев. Америка. Семисимпатрия. Случайная Гб. Описан 1 Г. Gray, 1958.

Spizella breweri — Спизелла Брюера
× Spizella pallida — Бледная спизелла

Сев. Америка. Семисимпатрия. Случайная Гб. Упоминается 1 Г из узкой зоны перекрывания ареалов. Cockrum, 1952.

Spizella pallida — Бледная спизелла × S. breweri;
× Spizella passerina — Воробьиная спизелла

Сев. Америка. Семисимпатрия. Случайная (регулярная?) Гб. Наблюдали 2 смешанные пары в регионе (шт. Нью-Йорк) с явным преобладанием второго вида (в соотношении 1 : 13—1 : 15). Ранее получены сведения о 3 парах, в которых один из партнеров принадлежал виду S. pallida, а другой точно не определен (S. passerina или S. pusilla — см. ниже). Кроме того, добыт Г в шт. Мичиган. McIlroy, 1961; Brooks, 1980.

× Spizella pusilla — Полевая спизелла

Сев. Америка. Семисимпатрия. Случайная (регулярная?) Гб. Наблюдали смешанную пару (самец S. pallida, самка S. pusilla) в шт. Нью-Йорк, где соотношение в численности этих видов равно 1—2 : 6—9. Самец обладал песнями обоих видов и выполнял большую часть работы по выращиванию потомства (см. также Spizella pallida × S. passerina). Brooks, 1980.

Spizella passerina × S. pallida
Spizella pusilla × Pooecetes gramineus; Spizella pallida
Sporophila caerulescens × Cyanocompsa cyanea; Oryzoborus angolensis
Sporophilla collaris — Рыжеошейниковый семеноед
× Sporophilla leucoptera — Белобрюхий семеноед
Южн. Америка. Симпатрия. Случайная Гб. Известен 1 Г. Gray, 1958.

Sporophila leucoptera × S. collaris
Zonotrichia albicollis — Белогорлая зонотрихия × Junco hyemalis;
× Zonotrichia atricapilla — Золотошапочная зонотрихия
Сев. Америка. Семисимпатрия. Случайная Гб. Викарирующие виды, симпатричные в узкой области перекрывания ареалов в ю.-з. Канаде. Известен 1 Г из зоны контакта (Британская Колумбия). Payne, 1979.

× Zonotrichia leucophrys — Беловенечная зонотрихия
Сев. Америка. Семисимпатрия. Случайная Гб. Известен 1 Г. Abbot, 1959.

Zonotrichia atricapilla — Золотошапочная зонотрихия × Junco hyemalis; Zonotrichia albicollis;
× Zonotrichia leucophrys — Беловенечная зонотрихия
Сев. Америка. Семисимпатрия (ю.-з. Канада). Случайная Гб. 2 Г добыты на зимовках в Калифорнии в 1939 и в 1960 г. (один — из смешанной стаи родительских видов). Morton, Mewaldt, 1960.

Zonotrichia coronata — см. Zonotrichia atricapilla
Zonotrichia leucophrys — Беловенечная зонотрихия × Melospiza melodia; Zonotrichia albicollis; Z. atricapilla;
× Zonotrichia querula — Зонотрихия Харриса
Сев. Америка. Семисимпатрия (с.-з. Канада). Случайная Гб. Г-самец, добытый в провинции Онтарио, судя по состоянию гонад, стерилен. Payne, 1979.

Zonotrichia querula × Z. leucophrys

ПОДСЕМ. GEOSPIZINAE — ДАРВИНОВЫ ВЬЮРКОВЫЕ

Таксон объединяет 14 видов, населяющих Галапагосский архипелаг (около 2 тыс. км к З. от с.-з. побережья Южн. Америки). Гб в большинстве случаев относится к категории случайной. Иные ситуации будут оговорены особо.

Camarhynchus pallidus — Дятловый древесный вьюрок
× Certhidea olivacea — Славковый вьюрок
Предполагаемый Г описан как «Cactospiza giffordi» (самец с о. Санта-Круц). Лэк, 1949.

Camarhynchus parvulus — Малый древесный вьюрок
× Camarhynchus pauper — Большой древесный вьюрок
Описаны 2 самца с промежуточными фенотипами с о. Санта-Мария. Лэк, 1949.

× Camarhynchus psittacula — Попугайный древесный вьюрок
Описаны 8 промежуточных экземпляров, из них 4 самки. Лэк, 1949.
× Certhidea olivacea — Славковый вьюрок
«Camarhynchus conjunctus» (2 самца с о. Санта-Мария) и «C. aureus» (самец с о. Сан-Кристобаль) — вероятные Г между этими видами. Описан случай возвратного скрещивания (C. parvulus × «C. conjunctus»). Лэк, 1949; Bowman, 1983.

Camarhynchus pauper × C. parvulus
Camarhynchus psittacula × C. parvulus
Certhidea olivacea × Camarhynchus pallidus; C. parvulus
Geospiza conirostris — Большой кактусовый земляной вьюрок
× Geospiza magnirostris — Большой земляной вьюрок
Описано успешное гнездование 2 смешанных пар на о. Геновеза. Случайная Гб в результате иммиграции годовалых особей G. magnirostris в ареал G. conirostris на о. Эспаньола. На этом о-ве G. conirostris уклоняется в сторону второго вида, несмотря на отсутствие здесь гнездящейся популяции последнего. Предполагают, что G. magnirostris мог исчезнуть с о. Эспаньола в результате поглотительной Гб с G. conirostris. Форма «G. darwini» (= G. conirostris darwini?) с о. Кульпеппер может иметь гибридное происхождение. Лэк, 1949; Grant, Grant, 1982.

× Geospiza scandens — Кактусовый земляной вьюрок
Достоверные случаи Гб. Grant, 1986.

Geospiza difficilis — Остроклювый земляной вьюрок
× Geospiza fortis — Средний земляной вьюрок
Предполагаемый Г самец с о. Сантьяго. Лэк, 1949.

Geospiza fortis — Средний земляной вьюрок
× Geospiza fuliginosa — Малый земляной вьюрок
Регулярная Гб в результате иммиграции годовалых особей (в основном самок) G. fuliginosa с о. Санта-Круц на о. Большой Дафнэ, в ареал G. fortis. С 1976 по 1984 г. смешанные пары отмечались почти ежегодно. За 7 лет зарегистрировано гнездование 16 пар самец G. fortis × самка G. fuliginosa (86 яиц, 44 слетка, успех размножения 51,2 %), 5 пар самец G. fuliginosa × самка G. fortis (вылетело только 2 молодых, успех размножения ниже 10 %), 2 пары самец Г × самка G. fortis (10 яиц, 3 слетка, успех размножения 30,0 %), 2 пары самец G. fortis × самка Г (11 яиц, 4 слетка, успех размножения 36,4 %) и 1 пара Г × Г (12 яиц, нулевой репродуктивный успех). Успех размножения смешанных пар не ниже, чем у 6 чистых пар из иммигрантов G. fuliginosa (29 яиц, 15 слетков, успех 51,7 %).

Смешанные пары составляют в популяции о. Б. Дафнэ 2,7—3,5 %. Доля Г F_1 — до 8,6 %. Гб оказывает влияние на фенотип местной популяции G. fortis, которая уклоняется в сторону G. fuliginosa. Своеобразие его фенотипа на о. Б. Дафнэ может быть следствием ограниченной Гб (1 %) на протяжении 70 поколений или более широкой Гб (10 %) всего за 7 генераций (20—35 лет). Формированию смешанных пар благоприятствует сдвиг соотношения полов у G. fortis в пользу самцов. Предполагается также гибридогенное происхождение популяции «fuliginosa» на о. Кроссман. 2 Г (самцы) добыты на о-вах Сан-Кристобаль и Эспаньола. Lack, 1945; Harris, 1973; Boag, Grant, 1984; Grant, 1986.

× Geospiza magnirostris — Большой земляной вьюрок
Анализ серии fortis — magnirostris с о. Санта-Круц свидетельствует о весьма высокой изменчивости и об отсутствии бимодального распределения. Обнаружены также все градации между типичными песнями (вообще очень сходными) этих видов. Предполагается интрогрессивная Гб (начальная стадия «слияния видов»). Есть основания полагать, что Гб между этими видами на о-вах Санта-Мария и Сан-Кристобаль была причиной исчезновения здесь G. magnirostris. Два самца-иммигранта G. magnirostris размножались на о. Б. Дафнэ в парах с местными самками G. fortis.

Было отложено 14 яиц, вылетело 4 слетка (успех одной пары был нулевым, у другой — 50 %). Bowman, 1961, 1979; Snow, 1966; Grant, Grant, 1982; Grant, 1986.

× Geospiza scandens — Кактусовый земляной вьюрок

Регулярная Гб на о. Б. Дафнэ. За 9 лет отмечено 4 пары самец G. fortis × × самка G. scandens (19 яиц, 4 слетка, успех 21,1 %) и 4 реципрокных скрещивания (38 яиц, 16 слетков, успех 42,1 %). Г фенотипически сходны с G. conirostris. Для самцов G. fortis характерна тенденция к внебрачным копуляциям. Известны 4 Г (3 из них самцы) с о-вов Санта-Мария и Санта Круц. Лэк, 1949; Price, 1984; Grant, 1986.

Geospiza fuliginosa × G. fortis
Geospiza magnirostris × G. conirostris × G. fortis
Geospiza scandens × G. fortis

ПОДСЕМ. PYRRHULOXIINAE — КАРДИНАЛОВЫЕ

Guiraca caerulea — Синий толстонос
× Spiza americana — Американская овсянка

Сев. Америка. Семисимпатрия. Случайная Гб. Упоминается Г, добытый в шт. Пенсильвания (США) в 1883 г. Cockrum, 1952.

Passerina amoena — Лазоревая овсянка *
× Passerina cyanea — Индиговая овсянка

Сев. Америка. Парапатрия — семисимпатрия. Широкая Гб. Вторичный контакт на С. центр. США (Сев. и Южн. Дакота, Небраска и Вайоминг, зап. Канзас и зап. Оклахома). Ширина гибридной зоны — свыше 300 км. По данным исследований конца 1950-х г., Г составляли в Южн. Дакоте и Небраске до 70 % (выборка по самцам). В середине 1970-х г. в Небраске и зап. Вайоминге доля Г оценена всего лишь в 6—7 %, а севернее (Сев. Дакота) — в 15 % (последняя выборка — по самцам). Различия в данных 1950-х и 1970-х гг. могут быть обязаны разным оценкам «чистоты» фенотипов родительских форм. Считают также, что «центр» гибридной зоны за 20 лет (между серединой 1950-х и 1970-х гг.) сдвинулся примерно на 215 км к З. — за счет экспансии P. cyanea и сокращения ареала P. amoena. По мнению сторонников этой точки зрения, баккросы в зоне контакта редки, а Г F_1 должны иметь пониженный репродуктивный успех. Это заключение базируется на эпизодических наблюдениях за 4 «чистыми» парами P. amoena (в 2 из них самцы имели песни P. cyanea), одной смешанной и одной, в которой самец имел фенотип Г. Окраска самцов резко различна, окраска самок сходна. Песни различаются в деталях, в зоне контакта происходит нивелирование различий (комбинированные песни, несоответствие фенотипов манере исполнения песен и т. д.). До середины 1950-х гг. cyanea и amoena рассматривались в качестве самостоятельных видов, позже — как подвиды, в 1980-х гг. им вновь возвращен видовой статус. P. cyanea спорадически гнездится далеко к З. от своего основного ареала — в ареале P. amoena в шт. Калифорния, Аризона и Юта. В этих р-нах в 1960-х гг. отмечались ассортативные скрещивания между немногочисленными особями P. cyanea. В начале 1970-х гг. этот вид стал в шт. Юта почти столь же многочисленным, как и аборигенная P. amoena. В смешанных поселениях виды тяготеют к разным местообитаниям, наблюдается межвидовая территориальность. Из этого региона известно только 2 Г. Sibley, Short, 1959б; Emlen et al., 1975; Krodsma, 1975; Whitmore, 1975; Thompson, 1976; Rising, 1983a.

Passerina ciris — Расписная овсянка
× Passerina cyanea — Индиговая овсянка
Сев. Америка. Семисимпатрия. Случайная Гб. Самец Г разбился о здание на пролете во Флориде. Taylor, 1974.

× Passerina versicolor — Изменчивая овсянка
Сев. Америка. Аллопарапатрия (США: шт. Техас). Случайная Гб. Известен 1 Г. Storer, 1961.

Passerina cyanea × P. amoena; P. ciris
Passerina versicolor × P. ciris
Pheucticus ludovicianus — Розовоклювый толстонос
× Pheucticus melanocephalus — Черноголовый толстонос *
Сев. Америка. Алло-парапатрия—парапатрия—семисимпатрия. Ограниченная Гб — интрогрессивная Гб. Ареал P. melanocephalus занимает южн. Канаду и сев. половину вост. США; ареал ludovicianus — З. США. Зона контакта расположена в сев.-центр. США (Сев. и Южн. Дакота, Небраска). Гнездятся в долинных лесах. В Сев. Дакоте популяции melanocephalus и ludovicianus разделены безлесными пространствами шириной около 160—200 км. Гб здесь редка (6 % в выборках по самцам). Южнее (в Южн. Дакоте) по одним данным парапатрическая гибридная зона, по другим — небольшое перекрывание ареалов с интенсивной Гб. На крайнем юге Дакоты и в прилежащих районах Небраски популяции родительских форм связаны с долинными лесами р. Миссури. Вдоль ее долины ширина гибридной зоны около 110 км. Г составляют 63 % смешанной популяции, 2/3 пар являются смешанными или включают в себя Г. Аналогичная ситуация описана в южн. Небраске (долина р. Платт), где ширина гибридной зоны — до 320 км. Единичные находки Г известны из Канзаса, где рассматриваемые формы аллопатричны. Окраска самцов резко различна, самок — сходна. Сходна и вокализация. В экспериментах показано, что распознавание самцами конспецифических самцов базируется на визуальных стимулах (акустическое распознавание не выявлено). Самки Г имеют среднюю кладку 3,0 яиц — против 3,6 у пар, состоящих из конспецифических партнеров. West, 1962; Anderson, Daugherti, 1974; Kroodsma, 1974a, b; Rising, 1983a.

Pheucticus melanocephalus × P. ludovicianus
Spiza americana × Guiraca caerulea

ПОДСЕМ. FRINGILLINAE — НАСТОЯЩИЕ ВЬЮРКОВЫЕ

Acanthis cannabina — Коноплянка
× Acanthis flammea — Обыкновенная чечетка
Голарктика. Семисимпатрия (Европа). Случайная Гб. Gray, 1958.
× Acanthis flavirostris — Горная чечетка
Евразия, сев. Африка. Семисимпатрия (сев. Европа, Передняя Азия). Случайная Гб (?). Gray, 1958.

× Chloris chloris — Зеленушка
Евразия, сев. Африка. Симпатрия. Случайная Гб. Ранние указания на возможность естественной Гб подтвердились находкой Г в Великобритании. Gray, 1958; Lingfoot, 1984; Marsh, 1984.

× Spinus spinus — Чиж
Евразия, сев. Африка. Семисимпатрия. Случайная Гб. Gray, 1958.

Acanthis flammea — Обыкновенная чечетка

× Acanthis hornemanni — Пепельная чечетка *

Голарктика. Семисимпатрия (сев. р-ны Евразии и Сев. Америки). Ограниченная Гб — интрогрессивная Гб. В Исландии — гибридогенная форма «islandica» («скопление Г»). Континуальная изменчивость (отсутствие выраженных видовых границ) описана также для североамериканской области контакта (A. f. flammea × A. h. exilipes) и для сев. Норвегии (Финнмарк, около 70° с. ш.). В последнем регионе предполагалось совместное обитание форм A. f. flammea, A. f. holboellii и A. h. exilipes, но оказалось, что ни один экземпляр не может быть определен до вида или подвида. Несколько южнее, в сев. Швеции (Турне, 67° с. ш.) и в Финляндии (к югу до 65° с. ш.), виды хорошо диагносцируются и тяготеют к разным местообитаниям. В финской популяции соотношение фенотипов flammea: Г (?) : hornemanni равно 88 : 6 : 6, возможность Гб непосредственно не доказана. В С.-В. Азии (Чукотка, Корякское нагорье) в разных р-нах численно преобладает либо A. f. flammea, либо A. h. exilipes (иногда в 10 раз), местами они удерживают примерно одинаковую численность. Г встречаются «достаточно часто» (на Чукотке 18 % в серии из 22 экз.). Однако среди более чем 70 гнездящихся пар лишь однажды наблюдали смешанную и 2 раза — пары, в которых по крайней мере один из партнеров был Г (самец Г в паре с самкой A. hornemanni; самка Г у гнезда с сильно насиженными яйцами). Формы слабо дифференцированы морфологически, но имеют заметные различия в вокализации. Salomonsen, 1928, 1950; Harris et al., 1965; Holmes, Black, 1973; Лобков, 1979; Кищинский, 1980; Кищинский и др., 1983; Заблоцкая, 1981; Заблоцкая, Вепринцев, 1982; Molau, 1985; Troy, 1985; Nyström, Nyström, 1987; Knox, 1988.

× Spinus pinus — Сосновый чиж

Голарктика. Семисимпатрия (Сев. Америка). Случайная Гб. Известен 1 Г. Cockrum, 1952.

× Spinus spinus — Чиж

Голарктика. Семисимпатрия (Европа). Случайная Гб. Lorenz, 1890; Gray, 1958.

Acanthis hornemanni × A. flammea

Carduelis caniceps — Седоголовый щегол *

× Carduelis carduelis — Щегол

Евразия, сев. Африка. Парапатрия—семисимпатрия. Широкая (?) Гб. Зоны контакта в сев. Иране (C. carduelis brevirostris и C. caniceps, subulata) и на Ю. Зап. и Средней Сибири (C. cardualis major и C. caniceps subulata). В Сибири область совместного обитания охватывает бассейны среднего течения р. Иртыш, сев. и с.-в. Алтай, р-н Кузнецкого хребта и, возможно, бассейн верхнего течения р. Иртыш. Формы различаются, помимо окраски самцов и самок, общими размерами, особенностями физической структуры гомологичных вокальных сигналов (прежде всего — их частотными характеристиками), строением клюва. Размах Гб не выяснен.

Предполагается возможность обратных скрещиваний и скрещиваний между Г. Заблоцкая, 1975; Степанян, 1983.

Carduelis carduelis — Щегол × C. caniceps;

× Chloris chloris — Зеленушка

Евразия, сев. Африка. Симпатрия. Случайная Гб. Известно несколько Г. Gray, 1958; Mainardi, 1962; Rucner, 1970; Cvitanic, 1984.

× Serinus serinus — Канареечный вьюрок
Евразия, Сев. Африка. Семисимпатрия. Случайная Гб. Gray, 1958.

Carpodacus purpureus — Пурпурный вьюрок
× Pinicola enucleator — Щур
Голарктика. Семисимпатрия (Сев. Америка). Случайная Гб. Известен 1 Г. Cockrum, 1952.

Chloris ambigua — Чернозобая зеленушка
× Chloris sinica — Китайская зеленушка
Центр. и Ю.-В. Азия. Парапатрия—семисимпатрия (южн. Китай). Широкая (?) Гб. «Гибридная зона» в провинции Сычуань. Meise, 1975.

Chloris chloris — Зеленушка × Acanthis cannabina; Carduelis carduelis;
× Serinus citrinella — Лимонный вьюрок
Евразия, сев. Африка. Семисимпатрия (Европа). Случайная Гб. Gray, 1958.

Chloris sinica × C. ambigua
Fringilla coelebs — Зяблик
× Fringilla montifringilla — Юрок
Евразия, сев. Африка. Семисимпатрия (сев. Европа, Зап. Сибирь). Регулярная Гб. В Норвегии наблюдали смешанную пару (самец F. montifringilla × самка F. coelebs). Из 4 яиц вылупились все птенцы, которые нормально развивались до гибели гнезда от снегопада. Г многократно наблюдали и добывали в зоне симпатрии (Финляндия) и на местах пролета и зимовок (СССР, Дания, ФРГ, Югославия, Италия). В ЗИН АН СССР хранится серия Г (около 15 экз.), добытых на пролете на Куршской Косе (Балтийское море). Г могут быть фертильны при возвратных скрещиваниях и в скрещиваниях inter se. Schnurre, 1955; Gray, 1958; Orlando, 1958; Folkestad, 1967; Паевский, 1970; Rucner, 1970; Pihl, 1978; Vickholm et al., 1981; Farm, 1983; Pruter, Fleet, 1984.

Leucosticte atrata — Черный горный вьюрок *
× Leucosticte tephrocotis — Сероголовый горный вьюрок *
Сев. Америка. Парапатрия. Интрогрессивная Гб. Высоко изменчивая гибридная популяция в шт. Монтана, Айдахо, Невада и Юта (США). Примыкающая популяция «tephrocotis wallowa» из зап. Орегона может иметь гибридное происхождение. Формы иногда рассматриваются как «группы подвидов» внутри вида L. arctoa. French, 1959; Wolters, 1982.

Leucosticte tephrocotis × L. atrata
Loxia curvirostra — Клест-еловик
× Loxia leucoptera — Белокрылый клест
Евразия, сев. Африка, Сев. и Центр. Америка. Семисимпатрия (Голарктика). Случайная Гб. Gray, 1958.

× Loxia pytyopsittacus — Клест-сосновик
Евразия, сев. Африка, Сев. и Центр. Америка. Семисимпатрия (Сев. Европа). Случайная Гб. Gray, 1958.

× Spinus pinus — Сосновый чиж
Евразия, сев. Африка, Сев. и Центр. Америка. Семисимпатрия (Сев. и Центр. Америка). Случайная Гб. Самка Г (годовалая или старше) добыта зимой в шт. Южн. Дакота (США). Птица держалась обособленно от стаи S. pinus и была агрессивна к ним. Tallman, Zusi, 1984.

Loxia leucoptera × L. curvirostra
Loxia pytyopsittacus × L. curvirostra
Ochrospiza atrogularis — Черногорлая канарейка
× Ochrospiza citrinipectus — Лимонногрудая канарейка
Африка. Парапатрия (южн. Зимбабве). Регулярная Гб. van der Elsen, 1981.

× Ochrospiza mozambica — Желтоглазая канарейка
Африка. Семисимпатрия. Изоляция — интрогрессивная Гб (?). Узкоареальный вид O. citrinipectus (южн. Мозамбик, симпатричен с O. mozambica) иногда рассматривают как продукт Гб atrogularis × mozambica. Irwin, 1979; van der Elsen, 1981.

Ochrospiza citrinipectus × O. atrogularis
Ochrospiza dorsostriata — Белобрюхая канарейка
× Ochrospiza reichenowi — Желтопоясничная канарейка
Вост. Африка. Симпатрия. Случайная Гб. Г из Эфиопии описан как O. xantholaema. Wolters, 1982.

Ochrospiza mozambica × O. atrogularis
Ochrospiza reichenowi × O. dorsostriata
Pinicola enucleator × Carpodacus purpureus
Pyrrhula griseiventris — Уссурийский снегирь
× Pyrrhula pyrrhula — Снегирь
Евразия. Парапатрия (?). Случайная Гб. Возможно совместное обитание P. griseiventris и P. p. cassini в сев.-центр. части Хабаровского края (Аян). Предположительный Г самец добыт на пролете в южн. Приморье. Назаренко, 1971.

Pyrrhula pyrrhula × P. griseiventris
Serinus citrinella × Chloris chloris
Serinus serinus × Carduelis carduelis
Spinus atriceps — Черношапочный чиж
× Spinus pinus — Сосновый чиж
Сев. и Центр. Америка. Парапатрия—семисимпатрия (Гватемала). Широкая Гб. Meise, 1975.

Spinus hesperophila — Южный малый щегол *
× Spinus psaltria — Темноспинный щегол
Новый Свет. Парапатрия. Широкая Гб. Гибридная зона на Ю.-З. США (шт. Колорадо, Нью-Мексико, Аризона) и в прилежащих р-нах сев. Мексики. Meise, 1975.

Spinus pinus × Acanthis flammea; Loxia curvirostra; Spinus atriceps
Spinus psaltria × S. hesperophila
Spinus spinus × Acanthis cannabina; Acanthis flammea

По мере накопления данных этот перечень должен значительно расшириться как за счет появления новых комбинаций «случайных» гибридов, так и в результате описания не изученных пока зон вторичного контакта между формами, занимающими «пограничное» положение между видом и подвидом. Упоминается (Wolters, 1982) не менее 250 пар подобных форм, но только для 68 пар, рассмотренных в нашем перечне, имеется информация о ситуациях в зонах контакта. Напомним, что доля форм ранга мегаподвидов-полувидов среди птиц достаточно высока — свыше 10 % от числа «видов» в материковых фаунах и до 30 % — в островных (Майр, 1947, с. 259; Keast, 1961).

Литература

Абдреимов Т. Птицы тугаев и прилегающих пустынь низовьев Амударьи. Ташкент: ФАН, 1981. 108 с.

Абдусалямов И. А. Фауна Таджикской ССР. Душанбе: Изд-во АН ТаджССР, 1973. Т. 19, ч. 2: Птицы. 398 с.

Адамян М. С. Экология малого скального поползня в Армении // Орнитология. М.: Изд-во МГУ, 1965. Вып. 7. С. 157—165.

Адамян М. С. К экологии черноголовой овсянки в Армянской ССР. 1969. 16 с. Рук. деп. в ВИНИТИ.

Андрусенко Н. Н. Экология степной пустельги в центральном Казахстане // Экология хищных птиц. М.: Наука, 1983. С. 51—53.

Андрусенко Н. Н., Хроков В. В. Новые сведения о птицах Кургальджинского заповедника // Миграции птиц в Азии. Ашхабад: Ылым, 1981. С. 162—166.

Ардамацкая Т. Б. О смешанных кладках длинноносого крохаля, пеганки и серой утки в Черноморском заповеднике // Орнитология. М.: Изд-во МГУ, 1965. Вып. 7. С. 456—457.

Бабенко В. Г. О пространственных и репродуктивных отношениях двух форм желтых трясогузок // Науч. докл. высш. шк. Биол. науки. 1981. № 3. С. 42—45.

Бельская Г. С. К экологии черной каменки // Тр. Ин-та зоологии и паразитологии АН ТССР. 1961. Т. 7. С. 43—54.

Бихнер Е. А. Птицы С.-Петербургской губернии: Материалы, литература и критика // Тр. С.-Петербург. о-ва естествоиспытателей. 1884. Т. 14, вып. 2. С. 359—624.

Богданов М. Н. Сорокопуты русской фауны и их сородичи // Зап. Имп. Акад. наук. 1881. Т. 39, прилож. 1. 220 с.

Боркин Л. Ю., Даревский И. С. Ретикулярное (гибридогенное) видообразование у позвоночных // Журн. общ. биологии. 1980. Т. 41, № 4. С. 485—506.

Боярская Т. Д. Растительность СССР во время максимального оледенения и в мглинскую межледниковую эпоху // Палеогеография четвертичного периода. М.: Изд-во МГУ, 1965. С. 19—35.

Булатова Н. Ш., Панов Е. Н., Раджабли С. И. Описание кариотипов некоторых видов птиц фауны СССР // Докл. АН СССР. 1971. Т. 199, № 6. С. 1420—1423.

Булатова Н. Ш., Панов Е. Н., Раджабли С. И. Хромосомные наборы птиц. Новосибирск, 1972. 34 с.

Бутурлин С. А. Заметки о группах белоспинных дятлов и каменных поползней // Изв. Кавк. музея. 1907. Т. 3, вып. 1. С. 45—73.

Бутурлин С. А. Краткий обзор семейства поползней (Sittidae) // Тр. Имп. Петрогр. о-ва естествоиспытателей. Отд. зоол. и физиол. 1916. Т. 44, вып. 2. С. 145—173.

Бутурлин С. А. Кулики, чайки, рябки, голуби // Полный определитель птиц СССР / Ред. С. А. Бутурлин, Г. П. Дементьев, М.; Л.: КОИЗ, 1934. Т. 1. 225 с.

Васильев В. П. Эволюционная кариология рыб. М.: Наука, 1985. 300 с.

Вепринцев Б. Н., Заблоцкая М. М. Акустическая сигнализация у кроншнепа-малютки Numenius minutus Gould. Пущино, 1982а. 18 с.

Вепринцев Б. Н., Заблоцкая М. М. Акустическая коммуникация тундряной чечетки Acanthis hornemanni (Holboel). Пущино, 1982б. 23 с.

Воинственский М. А. Семейство синицевые Paridae // Птицы Советского Союза. М.: Сов. наука, 1954. Т. 5. С. 725—797.

Волчанецкий И. Б. К распространению желчной и черноголовой овсянок // Природа. 1950. № 8. С. 70—71.

Волчанецкий И. Б. Закономерные географические изменения наряда дятлов // Тр. НИИ биологии и Биол. фак. Харьк. ун-та. 1959. Т. 28. С. 161—184.

Волчанецкий И. Б. К изучению географической изменчивости рисунка и окраски птиц // Проблемы эволюции. Новосибирск: Наука, 1972. Т. 2. С. 198—211.

Волчанецкий И. Б. Изменчивость рисунка и окраски оперения овсянок // Бюл. МОИП. Отд. биол. 1980. Т. 85, № 3. С. 148—159.

Воробьев К. А. Птицы Уссурийского края. М.: Изд-во АН СССР, 1954. 360 с.

Воробьев К. А. Птицы Якутии. М.: Изд-во АН СССР, 1963. 335 с.

Гаврилов Э. И. Биология испанского воробья (Passer hispaniolensis Temm.) и меры борьбы с ним в Казахстане // Тр. НИИ защиты растений. Алма-Ата, 1962. Т. 7. С. 459—528.
Гаврилов Э. И. Семейство Дроздовые — Turdidae // Птицы Казахстана. Алма-Ата: Наука, 1970. Т. 3. С. 453—637.
Гаврилов Э. И., Корелов М. Н. О видовой самостоятельности индийского воробья // Бюл. МОИП. Отд. биол. 1968. Т. 73, № 4. С. 115—122.
Гаврилов Э. И., Наглов В. А., Федосенко А. К., Шевченко В. Л., Татаринова О. М. Об орнитофауне Волжско-Уральского междуречья // Тр. Ин-та зоологии АН КазССР. 1968. Т. 29. С. 153—207.
Гиляров М. С. Полиморфизм // БСЭ. М.: Сов. энциклопедия, 1975. Т. 20. С. 207.
Голованова Э. Н., Попов А. В. Наблюдения за естественной гибридизацией испанского и домового воробья // Тр. Ин-та зоологии и паразитологии АН ТаджССР. Душанбе: Изд-во АН ТаджССР, 1962. Т. 22. С. 39—40.
Грант В. Эволюция организмов. М.: Мир, 1980. 407 с.
Гриценко В. В., Креславский А. Г., Михеев А. В., Северцов А. С., Соломатин В. М. Концепция вида и симпатрическое видообразование. М.: Изд-во МГУ, 1983. 193 с.
Гусев О. К. Орнитологические исследования на северном Байкале // Орнитология. М.: Изд-во МГУ, 1962. Вып. 5. С. 148—163.
Гуртовая Е. Н. Подкладывание яиц в колонии белых гусей в экстремальных условиях // Теоретические аспекты колониальности у птиц. М.: Наука, 1985. С. 29—32.
Дарвин Ч. Происхождение человека и половой отбор. СПб., 1899. 424 с.
Дарвин Ч. Происхождение видов путем естественного отбора // Соч. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1939. Т. 3. 831 с.
Даревский И. С. Гибридизация и партеногенез как факторы видообразования у пресмыкающихся // Теоретические вопросы систематики и филогении животных. Л.: Наука, 1974. С. 335—348.
Даревский И. С. Видообразование путем гибридизации у животных // Методы исследований в экологии и этологии. Пущино, 1986. С. 34—75.
Дементьев Г. П. Воробьиные // Полный определитель птиц СССР / Ред. С. А. Бутурлин, Г. П. Дементьев. М.; Л.: КОИЗ, 1937. Т. 4. 334 с.
Дементьев Г. П. К вопросу о помесях пластинчатоклювых в естественных условиях // Бюл. МОИП. Отд. биол. 1939. Т. 48, № 1. С. 81—87.
Дементьев Г. П. Руководство по зоологии. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1940. Т. 6: Позвоночные. Птицы. 856 с.
Дементьев Г. П. Отряд хищные птицы Accipitres, или Falconiformes // Птицы Советского Союза. М.: Сов. наука, 1951. Т. 1. С. 70—341.
Дементьев Г. П. Птицы Туркменистана. Ашхабад: Изд-во АН СССР, 1952. 547 с.
Дементьев Г. П. Семейство Сорокопутовые Laniidae // Птицы Советского Союза. М.: Сов. наука, 1954а. Т. 6. С. 5—57.
Дементьев Г. П. Семейство Вьюрковые Fringillidae // Там же. 1954б. Т. 5. С. 157—306.
Дементьев Г. П. Класс Aves. Птицы // Основы палеонтологии: Земноводные, пресмыкающиеся, птицы. М.: Наука, 1964. С. 660—698.
Джубанов А. А. К расселению желчной овсянки в северном Прикаспии // Мат. по флоре и растительности северного Прикаспия. Л., 1971. Вып. 5. Ч. 2. С. 108—109.
Долгушин И. А., Корелов М. Н.,Кузьмина М. А. и др. Семейство ремезовые — Remizidae // Птицы Казахстана. Алма-Ата: Наука, 1972. Т. 4. С. 243—263.
Доманевский Я. Б. Несколько слов о географическом распространении Cyanistes cyanus cyanus (Pall.) и о происхождении Cyanistes pleskei Cab. // Орнитол. вестн. 1915. № 1. С. 66—77.
Доржиев Ц. З. О роли окраски сизых и скалистых голубей при образовании смешанных пар // Фауна и ресурсы позвоночных бассейна оз. Байкал. Улан-Удэ, 1980. С. 34—37.
Жежерін В. П. До систематичниз взаимовідношень підорлика великого (Aquila clanga Pall.) та підорлика малого (Aquila pomarina Brehm.) // Зб. праць Зоол. музею Ин-та зоол. АН УССР. 1969. Т. 33. С. 91—97.
Заблоцкая М. М. Голосовые реакции седоголовых и черноголовых щеглов (Passeres, Carduelinae): Форма и функциональное значение позывов // Бюл. МОИП. Отд. биол. 1975. Т. 80, № 3. С. 22—38.
Заблоцкая М. М. Акустическая коммуникация обыкновенной чечетки Acanthis flammea flammea (L.). Пущино, 1981. 27 с.
Завадовский М. М. Пол и развитие его признаков. М.: Госиздат, 1922. 255 с.
Завадский К. М. Вид и видообразование. Л.: Наука, 1968. 404 с.
Залесский И. Редкий гибрид гоголя и лутка // Охотник и пушник Сибири. 1925. Т. 1, № 5/6. С. 37.
Зарудный Н. А. О гибридах между Budytes flava и B. campestris // Тр. С.-Петербург. о-ва естествоиспытателей. Отд. зоол. и физиол. 1891. Т. 22, вып. 1, прил. С. 27—38.

Зарудный Н. А. Орнитологическая фауна Закаспийского края // Материалы к познанию фауны и флоры Российской империи: Отд. зоол. М., 1896. Вып. 2. 555 с.
Зарудный Н. А. Экскурсия по северо-восточной Персии и птицы этой страны // Зап. Имп. Акад. наук. Сер. 8. 1900. Т. 10, № 1. 262 с.
Зарудный Н. А. Птицы Восточной Персии // Зап. Рос. геогр. о-ва по общ. географии. 1903. Т. 36, № 2. 467 с.
Зарудный Н. А. Заметки по орнитологии Туркестана // Орнитол. вестн. 1910а. № 3. С. 171—178.
Зарудный Н. А. Птицы Псковской губернии // Зап. Имп. Акад. наук. Сер. 7. 1910б. Т. 30, № 2. С. 30—123.
Зарудный Н. А. Овсянки в различной степени переходные между Emberiza leucocephalos Gm. и Emberiza citrinella erythrogenys Brehm. // Орнитол. вестн. 1913. № 1. С. 91—109.
Зарудный Н. А. Помеси между нырками красноголовым и белоглазым (Nyroca ferina× Nyroca nyroca) // Там же. 1914а. № 4. С. 296—309.
Зарудный Н. А. Виды и формы ремезов (Remiza) Русского Туркестана // Там же. 1914б. № 3. С. 184—222.
Зарудный Н. А. О некоторых чеканах (Saxicola picata Blyth, S. capistrata Gould, S. opistholeuca Srickl. и S. opistholeuca evreinowi Zar.) // Изв. Туркестан. отд-ния Рус. геогр. о-ва. Ташкент, 1923а. Т. 41. С. 72—81.
Зарудный Н. А. Обзор некоторых воробьев группы Passer domesticus // Там же. 1923б. Т. 41. С. 52—63.
Зарудный Н. А. К вопросу о подвидах белоспинного чекана (Saxicola finschii Heugl.) // Там же. 1923в. Т. 41. С. 65—72.
Зарудный Н. А. К вопросу о гнездовании ремезов (Remiza) // Там же. 1923г. Т. 41. С. 39—44.
Заславский В. А. Гибридная стерильность как фактор, ограничивающий расселение аллопатрических видов // Докл. АН СССР. 1963. Т. 149, № 2. С. 470—471.
Зыкова Л. Ю. Поведение индийских воробьев (Passer domesticus indicus) в начальный период репродуктивного цикла // Зоол. журн. 1980. Т. 59, вып. 10. С. 1500—1510.
Зыкова Л. Ю., Панов Е. Н. Случай межвидовой «помощи»: черная каменка (Oenanthe picata Blyth) выкармливает птенцов каменного воробья (Petronia petronia L.) // Там же. 1982. Т. 61, вып. 7. С. 1113—1116.
Иваницкий В. В. Экологические и поведенческие предпосылки полигинии у каменки-плясуньи Oenanthe isabellina (Turdidae, Aves) // Там же. 1978. Т. 57, вып. 10. С. 1555—1565.
Иваницкий В. В. Коммуникация и поведение каменки-плясуньи Oenanthe isabellina (Turdidae, Aves) в период спаривания // Там же. 1981. Т. 60, вып. 8. С. 1212—1221.
Иваницкий В. В. Поведение испанских (Passer hispaniolensis) и индийских (P. indicus) воробьев при формировании колоний // Там же. 1984. Т. 63, вып. 9. С. 1374—1387.
Иваницкий В. В. Социальная организация и демонстративное поведение испанских (Passer hispaniolensis) и индийских (P. indicus) воробьев // Там же. 1985. Т. 64, вып. 8. С. 1213—1223.
Иванов А. И. Птицы Таджикистана // Тр. Тадж. базы АН СССР. 1940. Т. 10. 229 с.
Иванов А. И. Птицы Памиро-Алтая. Л.: Наука, 1969. 447 с.
Иванов А. И., Штегман Б. К. Краткий определитель птиц СССР. Л.: Наука, 1978. 560 с.
Измайлов И. В., Боровицкая Г. К. Птицы юго-западного Забайкалья. Владимир, 1973. 315 с.
Ильенко А. И. Экология домовых воробьев и их эктопаразитов. М.: Наука, 1976. 119 с.
Ильичев В. Д. Остеологические различия овсянок Emberiza leucocephalos Gm. и E. citrinella L. // Науч. докл. высш. шк. Биол. науки. 1962. № 2. С. 49—54.
Ильичев В. Д. Роль слуха в видовой дивергенции и эволюции птиц // Докл. АН СССР. 1965. Т. 163, № 2. С. 526—528.
Ильичев В. Д. Биоакустика птиц. М.: Изд-во МГУ, 1972. 286 с.
Ильичев В. Д., Фомин В. Е. Орнитофауна Башкирии и ее изменения в XX веке // Орнитология. М.: Изд-во МГУ, 1974. Вып. 14. С. 83—96.
Исаков Ю. А. Подсемейство утки Anatinae // Птицы Советского Союза. М.: Сов. наука, 1952. Т. 4. С. 344—635.
Ишадов Н. Гнездовая авифауна Гермаба (Копетдаг) и его окрестностей // Изв. АН ТССР. Сер. биол. наук. 1963. № 1. С. 73—78.
Кареев С. А. Помесь между кряквой и шилохвостью // Наша охота. 1910. Кн. 7. С. 31—32.
Карпеченко Г. Д. Избранные труды. М.: Наука, 1971. 303 с.
Карташев Н. Н. Систематика птиц. М.: Высш. шк., 1974. 367 с.
Керимов А. Б., Формозов Н. А. Гибридизация больших синиц форм «major» и «cinereus» в западном Копетдаге // Растительность и животный мир западного Копетдага. Ашхабад: Ылым, 1985. С. 176—185.
Керимов А. Б., Формозов Н. А. Зоны вторичных контактов в кольцевом ареале большой синицы: Изучение воздействия биотических и абиотических факторов на флору и фауну СССР // Докл. МОИП. 1984. Зоология и ботаника. М., 1986. С. 27—31.

Кирпичев С. П. О помесях между обыкновенным глухарем и каменным // Орнитология. М.: Изд-во МГУ, 1958. Вып. 1. С. 217—221.
Кирпичев С. П. Материалы по возрастной изменчивости сложения, величины и оперения глухарей // Тр. Баргуз. гос. заповедника. 1961. Вып. 3. С. 127—154.
Кирпичев С. П. О распространении каменного и обыкновенного глухаря в Заенисейской Сибири // Материалы VI Всесоюз. орнитол. конф. М.: Изд-во МГУ, 1974. Ч. 2. С. 63—65.
Кирпичев С. П. О структуре популяций близких видов на стыках ареала // Тез. докл. VII Всесоюз. зоогеогр. конф. М., 1979. С. 292—294.
Кистяковский А. Б. Половой отбор и видовые опознавательные признаки у птиц. Киев, 1958. 199 с.
Кищинский А. А. Птицы Корякского нагорья. М.: Наука, 1980. 335 с.
Кищинский А. А., Лобков Е. Г. Пространственные взаимоотношения между подвидами некоторых птиц в берингийской лесотундре // Бюл. МОИП. Отд. биол. 1979. Т. 84, № 5. С. 11—23.
Кищинский А. А., Томкович П. С., Флинт В. Е. Птицы бассейна Канчалана (Чукотский национальный округ) // Сб. тр. Зоол. музея МГУ. 1983. Т. 21. С. 3—76.
Кищинский А. А., Флинт В. Е. Таксономические отношения в группе чернозобых гагар // Орнитология. М.: Изд-во МГУ, 1983. Вып. 18. С. 112—124.
Ковалев В. А., Присада И. А. Поведение мухоловки-пеструшки и мухоловки-белошейки, гнездящихся на одной территории // Поведение животных в сообществах. М.: Наука, 1983. С. 169—170.
Ковшарь А. Ф. Птицы Таласского Алатау. Алма-Ата: Кайнар, 1966. 435 с. (Тр. гос. заповедника Аксу-Джабаглы; Вып. 3).
Козлова Е. В. Птицы зональных степей и пустынь Центральной Азии. Л.: Наука, 1975. 250 с.
Колшанский Г. В. Коммуникативная функция и структура языка. М.: Наука, 1984. 175 с.
Корелов М. Н. Отряд Хищные птицы — Falconiformes // Птицы Казахстана. Алма-Ата: Наука, 1962. Т. 2. С. 488—707.
Корелов М. Н. Семейство Сорокопутовые // Там же. 1970. Т. 3. С. 364—399.
Корзухин М. Д., Корзухина Г. П. Избирательность при образовании брачных пар и зигот в моногамной популяции // Факторы разнообразия в математической экологии и популяционной генетике. Пущино, 1980. С. 82—100.
Костина Г. Н., Панов Е. Н. О степени стереотипности полового поведения у двух видов пустельг — Cerchneis tinnunculus и C. naumanni // Зоол. журн. 1979. Т. 83, вып. 9. С. 1380—1390.
Костина Г. Н., Панов Е. Н. Индивидуальная и географическая изменчивость песни у черной каменки Oenanthe picata // Там же. 1981. Т. 60, вып. 9. С. 1374—1385.
Костина И. Л., Тарханова М. А. Межвидовая гибридизация птиц и возможности использования музейных коллекций в ее изучении (на примере коллекций Государственного Дарвиновского музея) // Орнитология. М.: Изд-во МГУ, 1985. Вып. 20. С. 190—191.
Крюков А. П. Взаимоотношения европейского и туркестанского жуланов в северном Приаралье // Тез. докл. VII Всесоюз. орнитол. конф. Киев, 1977. Ч. 1. С. 11—12.
Крюков А. П. Взаимоотношения европейского (Lanius collurio L.) и сибирского (L. cristatus L.) жуланов в зоне симпатрии. 1980. 23 с. Рук. деп. в ВИНИТИ № 2393—80.
Крюков А. П. Изолирующие механизмы и систематика мелких палеарктических сорокопутов (p. Lanius, Aves): Автореф. дис. ... канд. биол. наук. М., 1982. 18 с.
Крюков А. П., Блинов В. Н. Структура популяции и успех размножения ворон в зоне гибридизации // Изучение птиц СССР, их охрана и рациональное использование: Тез. докл. I Съезда Всесоюз. орнитол. о-ва и IX Всесоюз. орнитол. конф. Л., 1986. С. 337—338.
Крюков А. П., Панов Е. Н. О возможности гибридизации кашгарского Lanius isabellinus isabellinus Hempr. et Ehrenberg и туркестанского жуланов L. phoenicuroides Schalow // Зоол. журн. 1980. Т. 59, вып. 9. С. 1378—1387.
Кузнецов А. А. К биологии птиц высокогорья Киргизского хребта // Орнитология. М.: Изд-во МГУ, 1962. Вып. 5. С. 215—242.
Купцов В. И. Детерминизм и вероятность. М., 1976. 256 с.
Кэйн А. Вид и его эволюция. М.: Изд-во иностр. лит., 1958. 244 с.
Левонтин Р. Генетические основы эволюции. М.: Мир, 1978. 351 с.
Линг Р. Г. Об особенностях поведения как факторе репродуктивной изоляции у близких видов крачек (Sterna h. hirundo L. и St. macrura Naum.) // Вопросы внутривидовой изменчивости наземных позвоночных животных и микроэволюция. Свердловск, 1964. С. 71.
Линдеман Г. В. Птицы искусственных лесных насаждений в глинистой полупустыне северного Прикаспия // Животные искусственных насаждений в глинистой полупустыне. М.: Наука, 1971. С. 120—151.

Литвин К. Е., Сыроечковский Е. В. Закатывание яиц в гнезда белыми гусями // Зоол. журн. 1984. Т. 63, вып. 6. С. 882—887.

Лобков Е. Г. К биологии и взаимоотношениям обыкновенной (Acanthis flammea) и тундряной (Acanthis hornemanni) чечеток на Камчатке // Науч. докл. высш. шк. Биол. науки. 1979. № 11. С. 64—68.

Лоренц Ф. Русские тетерева, их выродки, ублюдки и проч. (предварительное сообщение) // Вестн. Рус. о-ва акклиматизации животных и растений. 1891. Вып. 8, прил. С. 1—4.

Лоскот В. М. Внутривидовая изменчивость каменки черной Oenanthe picata (Blyth) // Вестн. зоологии. 1972. № 4. С. 28—34.

Лоскот В. М. Чеканы и каменки СССР: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Киев, 1973. 24 с.

Лоскот В. М. О систематическом положении черно-пегой каменки и плешанки (Oenanthe hispanica (L.) и Oenanthe pleschanka (Lepech.) // Тр. Зоол. музея. Киев, 1976. Т. 36. С. 84—89.

Лоскот В. М. Морфизм и гибридизация каменок Oenanthe hispanica и Oenanthe pleschanka // Тез. докл. XVIII Междунар. орнитол. конгр. М.: Наука, 1982. С. 70.

Лоскот В. М. Биология восточной чернопегой каменки Oenanthe hispanica melanoleuca (Güld.) в СССР // Тр. Зоол. ин-та АН СССР, 1983. Т. 116. С. 79—107.

Лоскот В. М. Фенотипический состав популяций в зонах вторичного контакта черно-пегой каменки и плешанки // Актуальные проблемы орнитологии. М.: Наука, 1986. С. 17—33.

Лоудон Г. В. Выродок большой синицы // Орнитол. вестн. 1917. № 2. С. 129.

Лэк Д. Дарвиновы вьюрки. М.: Изд-во иностр. лит., 1949. 200 с.

Лэк Д. Численность животных и ее регуляция в природе. М.: Изд-во иностр. лит., 1957. 403 с.

Любущенко С. Ю., Пирхал А. Б., Матюхин А. В., Панов Е. Н. Состав полиморфной популяции и гнездование черных каменок в Приташкентском Каратау // Изучение птиц СССР, их охрана и рациональное использование: Тез. докл. I съезда Всесоюз. орнитол. о-ва и IX Всесоюз. орнитол. конф. Л., 1986. С. 46—47.

Ляйстер А. Ф., Соснин Г. В. Материалы по орнитофауне Армянской ССР (Ornis Armeniaca). Ереван: Армфан, 1942. 402 с.

Майр Э. Систематика и происхождение видов с точки зрения зоолога. М.: Изд-во иностр. лит., 1947. 502 с.

Майр Э. Зоологический вид и эволюция. М.: Мир, 1968. 597 с.

Майр Э. Принципы зоологической систематики. М.: Мир, 1971. 454 с.

Майр Э. Популяции, виды и эволюция. М.: Мир, 1974. 460 с.

Мальцев В. В. О географических формах Emberiza citrinella L. и взаимоотношениях форм Emberiza citrinella L. и E. leucocephalos Gm. // Сб. тр. Гос. зоол. музея МГУ. 1941. Т. 6. С. 181—196.

Мальчевский А. С. Гнездовая жизнь певчих птиц. Л.: Изд-во ЛГУ, 1959. 281 с.

Мальчевский А. С., Пукинский Ю. Б. Птицы Ленинградской области и сопредельных территорий. Л.: Изд-во ЛГУ, 1983. Т. 1. 480 с.

Матюхин А. В., Иваницкий В. В. О зимнем размножении домовых воробьев в Московской области // Птицы и урбанизированный ландшафт. Каунас, 1984. С. 95—96.

Мглинец В. А. Видообразование у дрозофилы // Проблемы генетики в исследованиях на дрозофиле. Новосибирск: Наука, 1977. С. 61—89.

Мельников Ю. И. О гибридизации крачек // Бюл. МОИП. Отд. биол. 1985. Т. 90, № 4. С. 32—36.

Мина М. В. Популяции и виды в теории и в природе // Уровни организации биологических систем. М.: Наука, 1980. С. 20—40.

Митропольский О. В. Размножение черношейной каменки на Мангышлаке // Новости орнитологии Казахстана. Алма-Ата: Наука, 1968. С. 67—70. (Тр. Ин-та зоологии и паразитологии КазССР; Т. 29).

Митропольский О. В. Материалы по гнездовой биологии некоторых птиц пустынных низкогорий Кызылкумов // Экология и морфология животных. Самарканд: Самарканд. гос. ун-т, 1980. С. 96—99.

Митропольский О. В., Третьяков Г. П., Фоттелер Э. Р. Материалы к оологической характеристике птиц западного Тянь-Шаня // Экология некоторых видов млекопитающих и птиц равнин и гор Узбекистана. Ташкент: ФАН, 1981. С. 69—88.

Мищенко Ю. В. О таксономических взаимоотношениях Parus major intermedius (Zarudny) с синицами смежных регионов // Вестн. зоологии. 1982. № 5. С. 35—42.

Мищенко Ю. В. Новые материалы по орнитофауне Копетдага // Там же. 1983. № 5. С. 87—88.

Мищенко Ю. В., Прокопенко С. П. О возможности гибридизации и совместного обитания шахина и сапсана в Копетдаге // Мат. Всесоюзн. совещ. по хищным птицам. Киев: Наука, 1988.

Назаренко А. А. О характере взаимоотношений двух форм белых трясогузок в южном Приморье // Проблемы эволюции. Новосибирск: Наука, 1968. Т. 1. С. 195—201.

Назаренко А. А. Краткий обзор птиц заповедника «Кедровая падь» // Орнитологические исследования на юге Дальнего Востока. Владивосток, 1971. С. 12—51.

Назаренко А. А. Орнитофауна высокогорий юга Дальнего Востока, ее состав и происхождение: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Владивосток, 1979. 25 с.

Наумов Н. П. Сигнальные биологические поля и их значение для животных // Журн. общ. биологии. 1973. Т. 34, № 6. С. 808—817.

Нейфельдт И. А. Лесные «каменные» дрозды // Биология птиц. М.; Л.: Наука, 1966. С. 120—184.

Нейфельдт И. А. Послегнездовая линька восточноазиатского сорокопута (Lanius cristatus Linnaeus) // Систематика, морфология и биология птиц. Л.: Наука, 1978. С. 176—227. (Тр. ЗИН АН СССР; Т. 68).

Нейфельдт И. А. Из результатов орнитологической экспедиции на юго-восточный Алтай // Распространение и биология птиц Алтая и Дальнего Востока. Л.: Наука, 1986. С. 7—73. (Тр. ЗИН АН СССР; Т. 150).

Нечаев В. А. Даурская галка — Coloeus dauuricus Pall. // Орнитологические исследования на Дальнем Востоке. Владивосток, 1975. С. 114—160.

Нечаев В. А. Охотский сверчок — Locustella ochotensis на островах Сахалин и Монерон (биология и систематика) // Биология птиц юга Дальнего Востока СССР. Владивосток, 1979. С. 16—42.

Никольский А. А. Изменчивость звуковых реакций млекопитающих // Итоги науки и техники: Зоология позвоночных. М.: ВИНИТИ, 1983. Т. 12. С. 151—215.

Никольский А. А. Звуковые сигналы млекопитающих в эволюционном процессе. М.: Наука, 1984. 199 с.

Никольский А. М. Материалы к познанию фауны позвоночных животных северо-восточной Персии и Закаспийской области // Тр. С.-Петербург. о-ва естествоиспытателей. 1886. Т. 17, вып. 1. С. 379—406.

Нишида С. О журавлях, зимующих на юго-западе Японии // Журавли Восточной Азии. Владивосток: ДВНЦ АН СССР, 1982. С. 55—59.

Обухова Н. Ю. Креславский А. Г. Городской меланизм у сизых голубей (Columba livia): Сравнительная демография одной колонии // Зоол. журн. 1985. Т. 64, вып. 3. С. 400—416.

Орешникова В. С. О гибриде восточносибирского гуменника и канадской казарки // Орнитология. М.: Изд-во МГУ, 1985. Вып. 20. С. 191—192.

Очагов Д. М. О возможном гибриде Sterna albifrons sinensis×Sterna hirundo из дельты Селенги // Бюл. МОИП. Отд. биол. 1982. Т. 87. № 5. С. 39—42.

Паевский В. А. Естественный гибрид зяблика и юрка // Зоол. журн. 1970. Т. 49, вып. 5. С. 798—699.

Паевский В. А. Демография птиц. Л.: Наука, 1985. 285 с.

Панов Е. Н. К биологии и взаимоотношениям трех видов сорокопутов — японского Lanius bucephalus Temm. et Schleg., краснохвостого L. cristatus confusus Stegm. и тигрового L. tigrinus Drap. на крайнем юге Приморья // Проблемы орнитологии: Тр. Всесоюз. орнитол. конф. Львов: Львов. гос. ун-т, 1964. С. 192—198.

Панов Е. Н. Этологические механизмы изоляции // Проблемы эволюции. Новосибирск: Наука, 1968. Т. 1. С. 142—168.

Панов Е. Н. Межвидовая гибридизация и судьба гибридных популяций (на примере двух видов сорокопутов-жуланов: Lanius collurio L., L. phoenicuroides Schalow) // Журн. общ. биологии. 1972. Т. 33, № 4. С. 409—427.

Панов Е. Н. Птицы южного Приморья: Фауна, биология, поведение. Новосибирск: Наука, 1973а. 422 с.

Панов Е. Н. Взаимоотношения двух близких видов овсянок (Emberiza citrinella L., E. leucocephalos Gm.) в области их совместного обитания // Проблемы эволюции. Новосибирск: Наука, 1973б. Т. 3. С. 261—294.

Панов Е. Н. Этология — ее истоки, становление и место в исследовании поведения. М.: Знание, 1975. 64 с.

Панов Е. Н. Механизмы коммуникации у птиц. М.: Наука, 1978. 304 с.

Панов Е. Н. Поведение животных и этологическая структура популяций. М.: Наука, 1983а. 423 с.

Панов Е. Н. Поведение как фактор эволюции // Развитие эволюционной теории в СССР. Л.: Наука, 1983б. С. 164—175.

Панов Е. Н. Методологические проблемы в изучении коммуникации и социального поведения животных // Итоги науки и техники: Зоология позвоночных. М.: ВИНИТИ, 1983в. Т. 12. С. 5—70.

Панов Е. Н. Новые тенденции в изучении коммуникации животных // Поведение животных в сообществах. М.: Наука, 1983г. С. 6—8.

Панов Е. Н. Роль этологии в изучении внутрипопуляционной организации: формирование современных взглядов // Системные принципы и этологические подходы в изучении популяций. Пущино, 1984. С. 49—71.
Панов Е. Н. Новые данные по гибридизации плешанки (Oenanthe pleschanka) и испанской каменки (O. hispanica) // Зоол. журн. 1986. Т. 65, вып. 11. С. 1675—1683.
Панов Е. Н. Зрительное общение животных // Физиология поведения. Нейробиологические закономерности: Руководство по физиологии. Л.: Наука, 1987. С. 444—485.
Панов Е. Н., Булатова Н. Ш. Сравнительный анализ кариотипов 18 видов семейства Turdidae (Aves) // Зоол. журн. 1972а. Т. 51, вып. 9. С. 1371—1380.
Панов Е. Н., Булатова Н. Ш. О совместном обитании и взаимоотношениях пустынных снегирей (Bucanetes githagineus Licht. и B. mongolicus Swinh.) в Закавказье // Бюл. МОИП. Отд. биол. 1972б. Т. 77, № 4. С. 86—93.
Панов Е. Н., Иваницкий В. В. Межвидовые территориальные отношения в смешанной популяции чернобокой каменки Oenanthe finschii и каменки плешанки O. pleschanka на полуострове Мангышлак // Зоол. журн. 1975а. Т. 54, вып. 9. С. 1357—1370.
Панов Е. Н., Иваницкий В. В. Эволюционные и таксономические взаимоотношения между чернопегой каменкой Oenanthe hispanica и каменкой-плешанкой O. pleschanka // Там же. 1975б. Т. 54, вып. 12. С. 1860—1872.
Панов Е. Н., Иваницкий В. В. Пространственные взаимоотношения четырех видов сорокопутов в южной Туркмении // Там же. 1979. Т. 58, вып. 10. С. 1518—1527.
Панов Е. Н., Корзухин М. Д. Качество индивидуальных территорий и успех самцов при образовании пар у черной каменки (Oenanthe picata) // Там же. 1974. Т. 53, вып. 5. С. 737—745.
Панов Е. Н., Костина Г. Н., Галиченко М. В. Организация песни у южного соловья (Luscinia megarhynchos) // Там же. 1978. Т. 57, вып. 4. С. 569—581.
Панов Е. Н., Крюков А. П. Дивергенция, изолирующие механизмы и гибридизация в группе сорокопутов-жуланов (Lanius, Aves) // Там же. 1973. Т. 52, вып. 11. С. 1683—1697.
Панов Е. Н., Раджабли С. И. Взаимоотношения домового воробья (Passer domesticus L.) и черногрудого (P. hispaniolensis Temm.) в Таджикистане и возможные механизмы изоляции // Проблемы эволюции. Новосибирск: Наука, 1972. Т. 2. С. 263—275.
Панченко В. Г. Гибрид кряквы и чирка-свистунка // Орнитология. М.: Изд-во МГУ, 1977. Вып. 13. С. 208—209.
Пекло А. М. Мухоловки фауны СССР. Киев: Наук. думка, 1987. 179 с.
Плеске Ф. Д. По поводу статьи Я. Б. Доманевского о дальнейшей судьбе Cyanistes pleskei Cab. // Орнитол. вестн. 1916. № 1. С. 50—58.
Плеске Ф. Д. Второй экземпляр помеси синицы-пухляка (Poecile borealis (de Selys)) с синицею хохлатою (Lophophanes cristatus (Linn.)) // Ежегодник Зоол. музея Акад. наук. 1922. Т. 22, № 4. С. 19.
Полетаев И. А. Сигнал. М.: Сов. радио, 1958. 399 с.
Полозов С. А. Птицы юго-западного Копетдага // Природа западного Копетдага. Ашхабад: Ылым, 1982. С. 158—202.
Поляков Г. И. К орнитологической фауне Московской губернии. Помесь между кряквой и шилохвостью (Anas boschas Linn.×Dafila acuta Linn.) // Семья охотников. 1908. № 20. С. 483—484.
Поляков Г. И. К орнитологической фауне Московской губернии. Помесь между красноголовым и белоглазым нырками (Aythya ferina Linn.×Nyroca nyroca Güld.) // Там же. 1909. № 14/15. С. 262—264.
Попов А. В. Птицы Гиссаро-Каратегина: Эколого-географический очерк. Сталинабад: Изд-во АН ТаджССР, 1959. 183 с.
Попов А. В. Воробьи — вредители зернового хозяйства в Таджикистане и их истребление // Материалы по фауне и экологии наземных позвоночных животных Таджикистана. Душанбе: Изд-во АН ТаджССР, 1962. С. 26—38. (Тр. Ин-та зоологии и паразитологии АН ТаджССР; Т. 22).
Портенко Л. А. Отряд Falconiformes — дневные хищные птицы // Птицы СССР. Л.: Изд-во АН СССР, 1951. Ч. 1. С. 156—205.
Портенко Л. А. Птицы СССР. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1954. Ч. 3. 254 с.
Портенко Л. А. Птицы СССР. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1960. Ч. 4. 414 с.
Потапов Р. Л. Очерк летней орнитофауны заповедника «Тигровая балка» // Тр. Ин-та зоологии и паразитологии АН ТаджССР. Сталинабад, 1959. Т. 115, вып. 1. С. 179—201.
Потапов Р. Л. Роль брачного поведения в репродуктивной изоляции видов семейства Tetraonidae // Исследования по биологии птиц. Л., 1976. С. 69—79. (Тр. ЗИН АН СССР; Т. 65).
Потапова Е. Г., Панов Е. Н. Особенности строения челюстного аппарата каменок рода Oenanthe (Turdidae, Passeriformes) в связи с вопросом о путях снижения пищевой конкуренции между близкими видами // Зоол. журн. 1977. Т. 61, вып. 5. С. 743—752.
Птушенко Е. С. Род пересмешки-бормотушки Hippolais Baldenstein, 1827 // Птицы Советского Союза. М.: Сов. наука, 1954. Т. 6. С. 310—330.

Пукас А. А. Случаи образования межвидовых пар между тростниковой и болотной камышевками // Зоол. журн. 1989. № 1.

Равкин Ю. С. Птицы северо-восточного Алтая. Новосибирск: Наука, 1973. 375 с.

Равкин Ю. С., Лукьянова И. В. География позвоночных животных южной тайги Западной Сибири. Новосибирск: Наука, 1976. 338 с.

Раджабли С. И., Панов Е. Н. К вопросу о видовой самостоятельности среднеазиатского домового воробья (Passer domesticus griseogularis Sharpe) // Проблемы эволюции. Новосибирск: Наука, 1972. Т. 2. С. 276—280.

Раджабли С. И., Панов Е. Н., Булатова Н. Ш. Сравнительный анализ кариотипов обыкновенной (Emberiza citrinella) и белошапочной (E. leucocephalos) овсянок, гибридизирующих в области перекрывания их ареалов // Зоол. журн. 1970. Т. 49, вып. 12. С. 1857—1863.

Раутиан А. С., Раутиан Г. С. Межродовые гибриды тетеревиных из коллекции Государственного Дарвиновского музея // Орнитология. М.: Изд-во МГУ, 1985. Вып. 5. С. 192—193.

Рашкевич Н. А. О расширении ареала черноголовой овсянки // Зоол. журн. 1956. Т. 35, вып. 7. С. 1096—1097.

Реймерс Н. Ф. Птицы и млекопитающие южной тайги Средней Сибири. М.; Л.: Наука, 1966. 420 с.

Роговин К. А. Морфологическая дивергенция и структура сообществ наземных позвоночных // Итоги науки и техники. Зоология позвоночных. М.: ВИНИТИ, 1986. Т. 14. С. 71—126.

Розанов А. С. Формирование и эволюция пространственной генетической структуры вида (эколого-генетическая модель) // Факторы разнообразия в математической экологии и популяционной генетике. Пущино, 1980. С. 160—186.

Рубцова З. М. Эволюционное значение гибридизации // Развитие эволюционной теории в СССР. Л.: Наука, 1983. С. 116—129.

Рустамов А. К. Семейство Вороновые Corvidae // Птицы Советского Союза. М.: Сов. наука, 1954. Т. 5. С. 13—104.

Рустамов А. К. Птицы Туркменистана. Ашхабад: Изд-во АН ТССР, 1958. 249 с.

Сагитов Р. А. Смешанные кладки у уток и возможные пути их образования // Экология и охрана птиц. Кишинев: Штиинца, 1981. С. 200.

Салихбаев Х. С., Кашкаров Д. Ю., Шариков А. Птицы // Экология позвоночных животных хребта Нуратау. Ташкент: ФАН, 1970. 174 с.

Серебровский А. С. Гибридизация животных. М.; Л.: Биомедгиз, 1935. 290 с.

Серебровский А. С. Избранные труды по генетике и селекции кур. М.: Наука, 1976. 402 с.

Синская Е. Н. Динамика вида. М.; Л.: Госсельхозиздат, 1948. 526 с.

Смиренский С. М. О систематическом положении больших синиц Дальнего Востока // Тез. докл. VII Всесоюз. орнитол. конф. Киев, 1977. Ч. 1. С. 25—26.

Смиренский С. М., Мищенко А. Л. Систематическое положение и история формирования ареала деревенской ласточки (Hirundo rustica) Приамурья // Зоол. журн. 1981. Т. 60, вып. 10. С. 1533—1541.

Смит Н. Зрительная изоляция у чаек // Птицы. М.: Мир, 1983. С. 113—124.

Соколов Е. П., Соколов А. М. О редком случае межвидовой гибридизации сорокопутов // Орнитология. М.: Изд-во МГУ, 1987. Вып. 22. С. 220.

Спангенберг Е. П., Судиловская А. М. Род овсянки Emberiza Linnaeus, 1758 // Птицы Советского Союза. М.: Сов. наука, 1954. Т. 5. С. 376—512.

Степанян Л. С. Виды-двойники и некоторые вопросы их изучения на орнитологическом материале // Журн. общ. биологии. 1966. Т. 27, № 2. С. 233—243.

Степанян Л. С. Птицы южного Бадахшана (в пределах бассейна р. Шах-Дары) // Учен. зап. МГПИ им. В. И. Ленина. 1969. № 362. С. 303—334.

Степанян Л. С. Концепция надвида (superspecies) и пределы ее приложения // Зоол. журн. 1970. Т. 49, вып. 5. С. 653—659.

Степанян Л. С. Проблема видов-двойников в свете явления параллелизма на примере птиц // Зоол. журн. 1972. Т. 51, вып. 9. С. 1269—1279.

Степанян Л. С. Состав и распределение птиц фауны СССР. Неворобьиные Non-Passeriformes. М.: Наука, 1975. 370 с.

Степанян Л. С. Состав и распределение птиц фауны СССР. Воробьинообразные Passeriformes. М.: Наука, 1978а. 391 с.

Степанян Л. С. Материалы к орнитологической фауне юго-западной части Зангезурского хребта // Птицы и пресмыкающиеся (Исследования по фауне Советского Союза). М.: Изд-во МГУ, 1978б. С. 25—51.

Степанян Л. С. Надвиды и виды-двойники в авифауне СССР. М.: Наука, 1983. 293 с.

Степанян Л. С., Степанян Е. Н. Материалы к орнитологической фауне западного Копетдага // Фауна и экология животных. М.: МГПИ им. В. И. Ленина, 1972. С. 193—213.

Судиловская А. М. Семейство ткачиковые Ploceidae // Птицы Советского Союза. М.: Сов. наука, 1954. Т. 5. С. 306—373.

Сурвилло А. В. Об экологии каменок южной части Зайсанской котловины // Тр. Ин-та зоологии АН КазССР. 1968. Т. 29. С. 71—75.
Сухинин Р. Н. Снегопад в Бадхызе весной 1955 г. и его влияние на размножение некоторых видов птиц // Изв. АН ТССР. 1958. № 6. С. 107—110.
Сухинин А. Н. Материалы к изучению экологии некоторых воробьиных птиц Бадхыза (юго-восточная Туркмения) // Тр. Ин-та зоологии и паразитологии АН ТССР. Ашхабад, 1959. С. 69—124.
Сушкин П. П. К вопросу о сорокопутах, переходных между группой краснохвостых сорокопутов и Lanius collurio // Ежегодник Зоол. музея Акад. наук. СПб., 1896. Т. 1, № 1/2. С. 34—41.
Сушкин П. П. Птицы средней Киргизской степи (Тургайская обл. и восточная часть Уральской) // Материалы к познанию фауны и флоры Российской империи. Отд. зоол. М., 1908. Вып. 8. С. 1—803.
Сушкин П. П. Птицы Советского Алтая и прилежащих частей северо-западной Монголии. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1938. Т. 2. 435 с.
Сыроечковский Е. В., Литвин К. Е., Гуртовая Е. Н. Организация и динамика численности популяции белого гуся острова Врангеля // Системные принципы и этологические подходы в изучении популяций. Пущино, 1984. С. 183—196.
Тимофеев-Ресовский Н. В., Воронцов Н. Н., Яблоков А. В. Краткий очерк теории эволюции. М.: Наука, 1969. 407 с.
Тимофеев-Ресовский Н. В., Штреземан Е. Видообразование в цепи подвидов настоящих чаек группы серебристая — хохотунья — клуша // Тр. Урал. отд-ния МОИП. 1959. Вып. 2. С. 99—115.
Унджиян Е. Въерху испанското врабче в Североизточна България Passer hisp. hispaniolensis (Temminck) 1820 // Изв. народния музей — Русе. 1968. Кн. 3. С. 245—259.
Ухтомский А. А. О дренаже возбуждений // Новое в рефлексологии и физиологии нервной системы. Л.: Изд. Гос. психо-неврол. Акад. 1926. Вып. 2. С. 48—58.
Фетисов С. А. О степени постоянства брачных пар у полевого воробья // Тез. докл. X Прибалт. орнитол. конф. Рига, 1981. Т. 2. С. 192—194.
Фирсова Л. В., Левада А. В. Орнитологические находки на юге Корякского нагорья // Орнитология. М.: Изд-во МГУ, 1982. Вып. 17. С. 112—118.
Флинт В. Е. Отряд Гагарообразные Gaviiformes // Птицы СССР. История изучения. Гагары, поганки, трубконосые. М.: Наука, 1982. Т. 1. 446 с.
Флинт В. Е., Томкович П. С. Сравнительно-этологический очерк кулика-дутыша и острохвостого песочника // Тр. Зоол. музея МГУ. 1978. Т. 17. С. 73—118.
Фолитарек С. С., Дементьев Г. П. Птицы Алтайского государственного заповедника // Тр. Алтайского заповедника. 1938. Вып. 1. С. 7—91.
Хайнд Р. Энергетические модели мотивации // Моделирование в биологии. М.: Изд-во иностр. лит., 1963. С. 273—298.
Хейлмен Дж. Как птицы обучаются инстинктивному поведению // Птицы. М.: Мир, 1983. С. 137—146.
Шварц С. С. Экологические закономерности эволюции. М.: Наука, 1980. 278 с.
Шенброт Г. И. Экологические ниши, межвидовая конкуренция и структура сообществ наземных позвоночных // Итоги науки и техники. Зоология позвоночных. М.: ВИНИТИ, 1986. Т. 14. С. 5—70.
Шеппард М. Ф. Естественный отбор и наследственность. М.: Просвещение, 1970. 216 с.
Шнитников В. Н. Птицы Семиречья. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1949. 666 с.
Штегман Б. К. Дневные хищники. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1937. Т. 1, вып. 5. 294 с.
Штегман Б. К. Основы орнитогеографического деления Палеарктики. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1938. 156 с. (Фауна СССР. Птицы; Т. 1, вып. 2).
Шутова Е. В. О случае гибридизации пухляка и сероголовой гаички в естественных условиях // Актуальные проблемы орнитологии. М.: Наука, 1986. С. 233—234.
Эрман Л., Парсонс П. А. Генетика поведения и эволюция. М.: Мир, 1984. 566 с.
Юдин К. А. Наблюдения над распространением и биологией птиц Красноярского края // Тр. Зоол. ин-та АН СССР. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1952. Т. 9, вып. 4. С. 1029—1060.
Яхонтов В. Д. О видовой самостоятельности дроздов Науманна // Зоол. журн. 1976. Т. 55, вып. 8. С. 1263—1265.

Abbot J. M. A hybrid white-crowned×white-throated sparrow // Wilson Bull. 1959. Vol. 71. P. 282—283.
Abraham K. F., Ankney C. D., Boyd H. Assortative mating by brant // Auk. 1983. Vol. 100. P. 201—203.
Adams M. C. Firecrest mimicking song of goldcrest // Brit. Birds. 1980. Vol. 73. P. 477—478.
Adams M. C., Baverstock P. R., Saunders D. A., Schodder R., Smith G. T. Biochemical

systematics of the Australian cockatoos (Psittaciformes: Cacatuinae) // Austral. J. Zool. 1984. Vol. 32. P. 363—367.
Alatalo R. V., Gustafsson L., Lundberg A. Hackingsframgang och förekonst av halsbandsflugsnappare Ficedula albicollis, svartvit flugsnappare Ficedula hypoleuca samt blandpar pa Öland // Calidris. 1982a. Vol. 11. P. 103—108.
Alatalo R. V., Gustafsson L., Lundberg A. Hybridization and breeding success of collared and pied flycatchers on the island of Gotland // Auk. 1982b. Vol. 99. P. 285—291.
Alatalo R. V., Gustafsson L., Lundberg A. High frequency of cockoldry in pied and collared flycatchers // Oikos. 1984. Vol. 42. P. 41—47.
Albrecht J. S. M. Courtship behaviour between tree sparrow and house sparrow in the wild — a possible case of hybridization // Sandgrouse. 1983. N 5. P. 97—99.
Alerstam T., Ebenman B., Sylvén M., Tamm S., Ulfstrands S. Hybridization as an agent of competition between two bird allospecies Ficedula albicollis and F. hypoleuca on the island of Gotland in the Baltic // Oikos. 1978. Vol. 31. P. 326—333.
Alexandersson H. En hybridisering mellan vitvingad tarna Chlidonias leucopterus och svarttarna Ghlidonias niger pa Öland // Calidris. 1979. Vol. 8. P. 151—155.
Ali S., Ripley S. D. Handbook of the birds of India and Pakistan. Oxford Univ. Press, 1973. Vol. 9. 306 p.
Alison R. M., Prevett J. P. Ocurence of duck hybrids at James Bay // Auk. 1976. Vol. 93. P. 643—644.
Alonso J. C. Kreuzung spanischer Haus- (Passer domesticus) und Weidensperlinge (Passer hispaniolensis) in Gefangeschaft // J. Ornithol. 1984. Bd. 125. S. 339—340.
Amadon D. The superspecies concept // Syst. Zool. 1966. Vol. 15. P. 245—249.
Amadon D., Short T. Treatment of subspecies approaching species status // Ibid. 1976. Vol. 25. P. 161—167.
Amat T. A. Nest parasitism of pochard Aythya ferina by redcrested pochard Netta rufina // Ibis. 1985. Vol. 127. P. 255—262.
Amedro D. (ed.) Systematic list. Derbyshire Bird Rep. 1978. P. 16—49.
Andersen J. B. A suppose hybrid between house sparrow Passer domesticus and tree sparrow Passer montanus // Dansk. Ornithol. foren. Tidsskr. 1978. Vol. 72. P. 143—144.*
Anderson B., Daugherty R. Characteristics and reproductive biology of grosbeak (Pheucticus) in the hybrid zone in South Dakota // Wilson Bull. 1974. Vol. 86. P. 1—11.
Anderson B. W., Timken R. L. A hybrid lesser scaup×ring-necked duck. Auk. 1969. Vol. 86. P. 556.
Anderson T. A. Hybrid tufted duck×pochard in Edinburgh // Scot. Birds. 1967. Vol. 4. P. 553—555.
Andersson M. Social behaviour and communication in the great squa // Behaviour. 1976. Vol. 58. P. 40—77.
Andersson M. Female choice selects for extreme tail lenght in widowbird // Nature. 1982. Vol. 229. P. 818—820.
Andersson R. Revirhävdande rödstjärthyhybrid // Vår Fågelvårld. 1988. Bd. 47. S. 149—150.
Andrle R. F. A second probable hybrid of Larus marinus and L. argentatus on the Niagara River // Canad. Field-Natur. 1973. Vol. 87. P. 170—171.
Ankney C. D., Dennis D. G., Wishard L. N., Seeb T. E. Low genic variation between black ducks and mallard // Auk. 1986. Vol. 103. P. 701—709.
Antikainen E. A mixed pair of yellow wagtails Motacilla lutea and M. flava in Sonkajärvi, North Savo // Ornis fenn. 1985. Vol. 62. P. 108.
Archibald G. W. Introducting the sarolga // Crane research around the World / Ed. J. C. Lewis, H. Masatomi. Barasoo (Wis.), 1981. P. 213—215.
Ash J. S. Over fifty additions of birds of the Somalia list including two hybrids, together with notes from Ephiopia and Kenia // Scopus. 1983. Vol. 7. P. 80—84.
Ash J. S., Colston P. R. House×Somali sparrow Passer domesticus×P. castanopterus hybrid // Bull. Brit. Ornithol. Club. 1981. Vol. 101. P. 291—294.
Ausobsky A. Ein weiterer Fitis-Zilpzalp Mischsänger // Egretta. 1961. Bd. 6. S. 68—71.
Avise J. C., Patton J. C., Aquadro Ch. F. Evolutionary genetics of birds. I. Relationships among North American thrushes and allies // Auk. 1980a. Vol. 97. P. 135—147.
Avise J. C., Patton J. C., Aquadro Ch. F. Evolutionary genetics of birds. II. Conservative protein evolution in North American sparrows and relatives // Syst. Zool. 1980b. Vol. 29. P. 323—324.
Baerends G. P. An evaluation of the conflict hypothesis as an explanatory principle for the

* Звездочкой обозначены работы, цитированные по Zoological record, где они приведены на английском языке, а не на языке оригинала. Отсутствие этих источников в хранилищах СССР не позволило установить оригинальное написание названий этих статей.

evolution of displays // Function and evolution in behaviour / Ed. G. Baerends, C. Beer, A. Manning. Oxford: Clarendon Press, 1975. P. 187—227.

Bahrmann U. Untersuchungen en einer Krähen-Population im Mischgebiet der Raben- und Nebelkrähe in Deutschland ostlich der Elbe // Zool. Abh. Staatl. Mus. Tierk. Dresden. 1960. Bd. 25. S. 71—79.

Baker A. T. Morphological variation, hybridization and systematics of New Zealand oystercatchers (Charadriiformes, Haematopidae) // J. Zool. 1975. Vol. 175. P. 357—390.

Baker A. J., Parslow M., Chambers D. Karyological studies of a female variable oystercatcher (Haematopus unicolor) // Canad. J. Genet. and Cytol. 1981. Vol. 23. P. 611—619.

Baker M. Ch., Cunningham M. A., Thompson A. D. (Jr.). Cultural and genetic differentiation of two subspecies of white-crowned sparrow // Condor. 1984. Vol. 86. P. 359—367.

Baker M. Ch., Spitler-Nabors K. J., Bradley D. C. Early experience determines song dialect responsiveness of female sparrows // Science. 1981. Vol. 214. P. 819—821.

Baker M. Ch., Thompson D. B., Sherman G. L., Cunningham M. A., Tomback D. F. Allozyme frequencies in a linear series of song dialect populations // Evolution. 1982. Vol. 36. P. 1020—1029.

Balát F., Folk C. Fund eines Bastardes von Dendrocopos major und D. syriacus // Zool. listy. 1956. Sv. 19. S. 281—284.

Baldridge F. A., Kiff L. F., Baldridge S. K., Hansen R. B. Hybridization of a blue-throated hummingbird in California // West. Birds. 1983. Vol. 14. P. 17—30.

Bancroft G. A great white heron in great blue nesting colony // Auk. 1969. Vol. 86. P. 141—142.

Banks R. C., Baird J. A new hybrid warbler combination // Wilson Bull. 1978. Vol. 90. P. 143—144.

Banks R. C., Johnson N. K. A review of North American hybrid hummingbirds // Condor. 1961. Vol. 63. P. 3—28.

Baptista L. F. On courtship displays and the taxonomic position of the gray-headed silverbill (Odontospiza caniceps) // Avicult. Mag. 1973. Vol. 79. P. 148—154.

Barlow J. C., Rice J. C. Aspects of comparative behavior of red-eyed and Philadelphia vireos // Canad. J. Zool. 1977. Vol. 55. P. 528—542.

Barlow J. C., Rizing T. D. The summer status of wood pewees in southwestern Kansas // Kansas Ornithol. Soc. Bull. 1965. Vol. 16. P. 14—16.

Barrowclough G. F. Gene flow, effective population size, and genetic variance components in birds // Evolution. 1980. Vol. 34. P. 789—798.

Barrowclough G. F. Genetic and phenotypic differentiation in a woodwarbler (genus Dendroica) hybrid zone // Auk. 1980. Vol. 97. P. 665—668.

Barth E. The circumpolar systematics of Larus argentatus and Larus fuscus with special reference to the Norwegian populations // Nytt. Mag. Zool. 1968. Vol. 15. Suppl. N 1. P. 1—50.

Bartos L., Hyanek J., Zirovnický J. Hybridization between red and sika deer. I. Craniological analysis // Zool. Anz. 1981. Bd. 207. S. 260—270.

Baumgart W. Zum Vorkommen von Mittelmeer- und Nonnensteischmatzern in der VR Bulgarien // Beitr. Vogelkunde. 1971. Bd. 6. S. 449—456.

Baumgart W., Stephan B. Die Ausbreitung des Weidensperling (Passer hispaniolensis) auf der Balkanhalbinsel und ihre Ursachen (Aves, Passerinae) // Zool. Abh. Staatl. Mus. Tierk. Dresden. 1974. Bd. 33. S. 103—138.

Bechtold J. Kormos varjú him (Corvus c. corone) és dolmányos varjú tojó (Corvus c. cornix) 1969. Evi fészkelése Kószegen // Aquila. 1975. Vol. 80/81. P. 291—307.

Becker P. H. Geographische Variation des Gesanges von Winter- und Sommergoldhähnchen (Regulus regulus, R. ignicapillus) // Vogelwarte. 1977a. Bd. 29. S. 1—37.

Becker P. H. Verhalten auf Lautäusserungen der Zwillingsart, interspezifische Territorialität und Habitätanspusche von Winter- and Sommergoldhänchen (Regulus regulus, R. ignicapillus) // J. Ornithol. 1977b. Bd. 118. S. 233—260.

Becker P. H., Thielke G., Wüstenberg K. Versuch zum angenommenen Kontrastverlust im Gesang der Blaumeise (Parus caeruleus) auf Teneriffa // Ibid. 1980. Bd. 121. S. 81—95.

Beer D. J. Multiple functions and gull display // Function and evolution in behaviour / Ed. G. Baerends, C. Beer, A. Manning. Oxford: Clarendon Press, 1975. P. 61—63.

Beland P. A possible hybrid southern figbird and yellow figbird in Brisbane // Sunbird. 1977. Vol. 8. P. 22.

Bell K. P. Beobachtung eines Tafel — Moorentenbastardes (Aythya ferina×nyroca) bei Bamberg // Anz. ornithol. Ges. Bayern 1963. Bd. 6. S. 561.

Bengston S.-A. Inter-specific pairing in scaup and tufted duck // Annu. Rep. Wildfowl Trust. 1968. N 19. P. 61—63.

Bengston S.-A. An apparent hybrid between Barrow's goldeneye Bucephala islandica and the common goldeneye B. clangula in Iceland // Bull. Brit. Ornithol. Club. 1972. Vol. 92. P. 100—101.

Bennet G. 1985's bird of year // Birdfind. Can. 1986. Vol. 6. P. 1—2.

Benson C. W., Prigogine A. The status of Nectarina afra // Gerfaut. 1981. T. 71. P. 47—57.
Bergman G. Why are the wings of Larus f. fuscus so dark? // Ornis fenn. 1982. Vol. 59. P. 77—83.
Bernard-Laurent A. Hybridation naturelle entre perdix bartavelle (Alectoris graeca saxatilis) et perdix rouge (Alectoris rufa rufa) dans les Alpes-Maritimes // Gibier faune sauvage. 1984. N 2. P. 79—96.
Beruldsen G. R. White-browned × buff-brested scrubwrens // Austral. Bird Watcher. 1973. Vol. 4. P. 144—147.
Betts B. J. A possible hybrid wattled jacana × northern jacana in Costa Rica // Auk. 1973. Vol. 90. P. 687—689.
Bezzel E. Beobachtungen an wildlebenden Bastarden Tafel × Reiherente (Aythya ferina × A. fuligula) // J. Ornithol. 1960. Bd. 101. S. 276—281.
Bezzel E. Über Mischgelege bei Enten // Vogelwelt. 1961. Bd. 82. S. 97—101.
Bezzel E. Bemerkunden zum Vorkommen wildlebender Tauchentenbastarde (Aythya) // Anz. ornithol. Ges. Bayern. 1963. Bd. 6. S. 566—567.
Binford L. C. Re-evaluation of the «hybrid» hummingbird Cynanthus sordidus × C. latirostris from Mexico // Condor. 1985. Vol. 87. P. 148—150.
Birkhead T. R. Field observations of a possible hybrid murre Uria aalge × U. lomvia // Canad. Field-Natur. 1986. Vol. 100. P. 115—117.
Birkhead T. R., Johnson S. D., Nettleship D. N. Extra-pair matings and mate guarding in the common murre Uria aalge // Anim. Behav. 1985. Vol. 33. P. 608—619.
Biswas B. On the shrike Lanius tephronotus (Vigors), with remarks on the erythronotus and tricolor groups of Lanius schach Linné and their hybrids // J. Bombay natur. Hist. Soc. 1950. Vol. 49. P. 444—455.
Biswas B. Further notes on the shrikes Lanius tephronotus and Lanius schach // Ibis. 1962. Vol. 104. P. 112—115.
Black A., Ford J. Magpies similar to the white-backed magpie in inland Western Australia // Corella. 1982. Vol. 6. P. 114—118.
Blackburn D., Gray G. An apparent ring-necked pheasant × blue grouse hybrid // Murrelet. 1977. Vol. 58. P. 78.
Blair C. M. G. Hybridization of Corvus albus and Corvus edithae in Ephiopia // Ibis. 1961. Vol. 103a. P. 499—502.
Blair W. F. Mating call in the speciation of anuran amphibians // Amer. Natur. 1958. Vol. 92. P. 27—51.
Blaser P. Ein Gänsesäger-Mittelsäger-Bastard am Thurensee // Ornithol. Beob. 1978. Bd. 75. S. 275—276.
Bledsoe A. H. A hybrid Oporornis philadelphia × Geothlypis trichas, with comments on the taxonomic interpretations and evolutionary significance of intergeneric hybridization // Wilson Bull. 1988. Vol. 100. P. 1—8.
Boag D. A., Watson A., Bousfield N. Characteristics of pheasant × capercaillie hybrids // Scot. Birds. 1971. Vol. 6. P. 313—321.
Boag P. T., Grant P. R. The classical case of character release: Darwin's finches (Geospiza) on Isla Daphne major, Galapagos // Biol. J. Linn. Soc. 1984. Vol. 22. P. 243—287.
Bock C. E. Pairing in hybrid flicker populations in eastern Colorado // Auk. 1971. Vol. 88. P. 921—924.
Boehm E. F. Hybridism in wood swallows // S. Austral. Ornithol. 1974. Vol. 26. P. 167.
Bolen E. G. Blue-winged × cinnamon teal hybrid from Oklachoma // Wilson Bull. 1979. Vol. 91. P. 367—370.
Bolen E., Welder R., Welder B. Notes on blue-winged teal × cinnamon teal hybrids // Southwest. Natur. 1978. Vol. 23. P. 692—696.
Boles W. E. A taxonomic revision of the brown thornbill Acanthiza pussilla (Shaw) 1790 with discription of new subspecies // Emu. 1983. Vol. 83. P. 51—58.
Borg S. Hybrid Pluvialis apricarius × P. dominica // II-Meril. 1976. N 17. P. 36.
Bossema J., Roemers E. Mating strategy, including mate choice, in mallard // Ardea. 1985. Vol. 73. P. 147—157.
Bouffard S. H. Readhead nest parasitism of canvasback nests // J. Wildlife Manag. 1983. Vol. 47. P. 213—216.
Bouvier T. M. Breeding biology of the hooded merganger in Southwestern Quebec, including interactions with common goldeneyes and wood ducks // Canad. Field-Natur. 1974. Vol. 88. P. 323—330.
Bowman R. J. Morphological differentiation and adaptation in Galapagos finches // Univ. Cal. Publ. Zool. 1961. Vol. 58. P. 1—302.
Bowman R. J. Adaptive morphology of song dialects in Darwin's finches // J. Ornithol. 1979. Bd. 120. S. 353—389.
Bowman R. J. The evolution of song in Darwin's finches // Patterns of evolution of Galapagos organisms: Spec. Publ. Amer. Assoc. Adv. Sci., Pacif. Div. / Ed. A. E. Leviton, R. J. Bowman. San Francisco, 1983. P. 237—537.

Brackney E. M. Cinnamon teal × blue-winged teal hybrid // Loon. 1967. Vol. 39. P. 59—60.
Braithwaite D. H., Van Tets G. F. The taxonomy and nomenclature of New Zealand spur-winged plovers // Emu. 1975. Vol. 22. P. 180—181.
Braithwaite L. W., Miller B. The mallard, Anas platyrhynchos and mallard — black duck, Anas superciliosa rogersi, hybridization // Austral. Wildlife Res. 1975. Vol. 2. P. 47—67.
Braun C. E., Hopper R. M. Mallard × pintail hybrid in Colorado, 1974 // Colorado Field Natur. 1975. N 19. P. 2—3.
Braun D., Kitto G. B., Braun M. J. Molecular population genetics of tufted and black-crested forms of Parus bicolor // Auk. 1984. Vol. 101. P. 170—173.
Braun M. J., Robbins M. B. Extensive protein similarity of the hybridizing chikadees Parus atricapillus and P. carolinensis // Ibid. 1986. Vol. 103. P. 667—675.
Brauning C. Eis- und Polarmove (Larus hyperboreus, L. glaucoides) an der Mulldeponie Hannover // Beitr. Naturk. Nierersachs. 1984. Bd. 37. S. 96—97.
Bremond J. C. Recherche sur les parametres acoustiques assurant la reconnaissance specifique les chants de Phylloscopus sibilatrix, Phylloscopus bonelly et d'un hybride // Gerfaut. 1972. T. 62. P. 313—324.
Brichetti P., Fosch U. F. The lesser crested tern in the Western Mediterranean and Europe // Brit. Birds. 1987. Vol. 80. P. 276—280.
Briehagen T. Adoption of a brood of Temmink's stint Calidris temminckii by the dunlin Calidris alpina // Ornis fenn. 1984. Vol. 61. P. 95—96.
Brodsky L. M., Weatherhead P. J. Behavioral and ecological factors contributing to American black-duck — mallard hybridization // J. Wildlife Manag. 1984. Vol. 48. P. 846—852.
Brooks E. W. Interspecific nesting of clay-colored and field sparrows // Wilson Bull. 1980. Vol. 92. P. 264—265.
Brooks R. J., Falls J. B. Individual recognition by song in white-throated sparrows. I. Discrimination of songs of neighbors and strangers // Canad. J. Zool. 1975. Vol. 53. P. 879—888.
Brown Ch. R. Laying eggs in a neighbor's nest: benefit and cost of colonial nesting in swallows // Science. 1984. Vol. 224. P. 518—519.
Brown J. L. The buffer effect and productivity in tit populations // Amer. Natur. 1969. Vol. 103. P. 347—354.
Brown R. G. Species isolation between the herring gull Larus argentatus and lesser black-backed gull L. fuscus // Ibis. 1967. Vol. 109. P. 310—317.
Brown R. G. Courtship behaviour in the lesser black-backed gull, Larus fuscus // Behaviour. 1967. Vol. 29. P. 122—153.
Brown W. L., Wilson E. O. Character displacement // Syst. Zool. 1956. Vol. 5. P. 49—64.
Bruch A. Vermutlischer Bastard Tafel — Moorente im Volkspark Jungfernheide // Ornithol. Ber. B. (West), 1981. Bd. 6. S. 196—197.
Bruns H. Rätsel- Tauchente in Winter 1980—81 wieder in Hörnum/Sylt // Ornithol. Mitt. 1981. Bd. 33. S. 47—51.
Bruns H. Graugans-Kanadagans-Mischlinge auf Sylt // Ibid. 1987. Bd. 120. S. 76—77.
Brush A. H., Johnson N. K. The evolution of colour differences between Nashville and Virginia's warblers // Condor. 1976. Vol. 78. P. 412—414.
Bruun B. Tufted duck (Aythya fuligula) × scaup (Aythya marila) hybrid observed in Iceland, 1967 // Dansk. ornithol. foren. Tidsskr. 1968. Vol. 62. P. 143.
Brzozowski A. Obserwacja samce pleszki (Phoenicurus phoenicurus) spiewajacego jak kopciuszek (Phoenicurus ochruros) // Not. ornitol. 1984. T. 25. S. 83—84.
Buckley P. A. Disruption of species-typical behaviour pattern in F_1 hybrid Agapornis parrots // Ztschr. Tierpsychol. 1969. Bd. 26. S. 737—743.
Bulatova N. Sh. A cytotaxonomic study of three related families of birds: Fringillidae, Emberizidae, Ploceidae // Ztschr. zool. Syst. und Evolutionsforsch. 1973. Bd. 11. S. 233—239.
Bulatova N. Sh., Panov E. N. Comparative analysis of karyotypes of 18 species family Turdidae (Aves) // Caryologia. 1973. Vol. 26. P. 229.
Bulatova N. Sh., Radjabli S. I., Panov E. N. Karyological description of three species of the genus Passer // Experientia. 1972. Vol. 28. P. 1369—1372.
Burger A. E. Interspecific breeding attempt by Macronectes giganteus and M. halli // Emu. 1978. Vol. 78. P. 234.
Burger J., Gochfeld M. Unequal sex ratio and their consequences in herring gull (Larus argentatus) // Behav. Ecol. Sociobiol. 1981. Vol. 8. P. 125—128.
Burggraeve G. Waarnemingen bij een vermoedelijk gemengd broedpaar Dougalls Stern, Sterna dougalli, visdief, Sterna hirundo, te knokke // Gerfaut. 1977. T. 67. P. 73—80.
Burton T. C., Martin A. A. Analysis of hybridization between black-backed and white-backed magpies in South-Eastern Australia // Emu. 1976. Vol. 76. P. 30—36.
Bush G. Modes of animal speciation // Annu. Rev. Ecol. Syst. 1975. Vol. 6. P. 339—364.
Busse K., Franck D. Cross-fostering experiments between common and arctic terns (Sterna hirundo and Sterna paradisaea) and the problem of species isolating mechanisms // Zool. Jb. Abt. allg. Zool. und Physiol. Tiere. 1988. Bd. 92. S. 213—220.

Butler D. J. Hybrid parakeet on mainland // Notornis. 1986. Vol. 3. P. 58—59.
Cairns D. K. Evidence for hybrid murre reconsidered — a comment // Auk. 1983. Vol. 100. P. 237—238.
Cairns D. K., de Young B. Back-crossing of a common murre — thickbilled murre hybrid (U. aalge × U. lomvia) // Ibid. 1981. Vol. 98. P. 847.
Cannell P. F., Harrington B. A. Interspecific egg dumping by a great egret and black-crowned-night herons // Ibid. 1984. Vol. 101. P. 889—891.
Carpenter A. G. Presumed breeding record of Brewster's×Brewster's warbler, Vermivora chrysoptera × pinus, in Ontario // Canad. Field-Natur. 1983. Vol. 97. P. 458—459.
Catchpole C. K. Condition of co-existence of sympatric breeding populations of Acrocephalus warblers // J. Anim. Ecol. 1973. Vol. 42. P. 623—635.
Chantrey D. F., Workman L. Song and plumage effects on aggressive display by the European robin Erithacus rubecula // Ibid. 1984. Vol. 126. P. 366—371.
Chapin J. P. Variation and hybridization among the paradise flycatchers of Africa // Evolution. 1948. Vol. 2. P. 111—126.
Chapin J. P. The birds of Belgian Congo // Bull. Amer. Mus. Natur. Hist. 1954. Vol. 75. P. 1—846.
Cheke A. S. Sparrows in Corsica and Sardinia // Ibis. 1966. Vol. 108. P. 630—631.
Cheke A. S. Mechanism and consequences of hybridization in sparrows Passer // Nature. 1969. Vol. 222. P. 179—180.
Cheng K. M., Burns J. T., McKinney F. Forced copulation in captive mallards. II. Temporal factors // Anim. Behav. 1982. Vol. 30. P. 695—699.
Cheng K. M., Burns J. T., McKinney F. Forced copulation in captive mallards. III. Sperm competition // Auk. 1983. Vol. 100. P. 302—310.
Cheng Tso-hsin. Distributional list of Chinese birds. II. Passeriformes. Peking: Acad. Sinica, 1976. 591 p.
Ciosek I., Tomialojc L. Dzieciol syryjski, Dendrocopos syriacus (Hempr. et Ehrenb.), ptakiem legowym w Polsce // Prz. zool. 1982. Wol. 26. S. 101—109.
Clancey P. A. Taxonomy of the southern African Zosterops // Ibis. 1967. Vol. 109. P. 318—327.
Clancey P. A. On the status of Coracias weigalli Dresser, 1890 // Ostrich. 1969. Vol. 140. P. 156—162.
Clancey P. A. Variation in and the relationships of the brownheaded parrot of the eastern Africa lowland // Bonn. Zool. Beitr. 1977. Vol. 28. P. 279—291.
Clancey P. A. On the robins Cossypha dichroa and C. natalensis (Aves: Turdidae) in southern Africa // Ibid. 1982. Vol. 33. P. 293—302.
Clancey P. A. Endemicity in the Southern African avifauna // Durban Mus. Novit. 1986. Vol. 13. P. 245—284.
Clark A. Hybrid redbill teal Anas erythrorhyncha × yellowbill duck Anas undulata // Ostrich. 1971. Vol. 42. P. 154—155.
Clark A. Hybrid Anas undulata × Netta erythrophthalma // Ibid. 1973. Vol. 44. P. 265.
Clark A. Hybrid Dendrocygna viduata × Dendrocygna bicolor // Ibid. 1974. Vol. 45. P. 1—4.
Clegg M. Relationships between tufted duck and mallards // Brit. Birds. 1971. Vol. 64. P. 372—373.
Cobb F. K. Apparent hybridization of firecrest and goldcrest // Ibid. 1976. Vol. 69. P. 447—451.
Cockrum E. L. A check-list and bibliography of hybrid birds in North America north of Mexico // Wilson Bull. 1952. Vol. 64. P. 140—169.
Coimbra Fihlo A., Martins Teixeira D. On a natural hybrid between Cyanocompsa cyanea (Linnaeus, 1758) and Sporophila caerulescens (Vieillot, 1817) // Rev. bras. biol. 1983. Vol. 43. P. 269—271.
Colin D. Hybridization between a tufted duck and ring-necked duck // Veldornitol. Tijdschr. 1982a. Vol. 5. P. 175—176.*
Colin D. Een tussenvorm van middelste jager (Stercorarius pomarinus) en kleine jager (Stercorarius parasiticus) // Ibid. 1982b. Vol. 5. P. 177—178, 185.
Colston P. R., Curry-Lindahl K. The birds of Mount Nimba, Liberia // Publ. Brit. Mus. Natur. Hist. 1986. N 982. P. 1—129.
Confer T. L., Knapp K. Golden-winged warblers and blue-winged warblers: the relative success of a habitat specialist and generalist // Auk. 1981. Vol. 98. P. 108—114.
Connors P. G. Taxonomy, distribution, and evolution of golden plovers (Pluvialis dominica and Pluvialis fulva) // Ibid. 1983. Vol. 100. P. 607—620.
Conover M. R., Hunt G. L. Experimental evidence that female-female pairs in gulls result from a shortage of breeding males // Condor. 1984. Vol. 86. P. 472—476.
Cooch F. G., Beardmore J. A. Assortative mating and reciprocal difference in the blue-snow goose complex // Nature. 1959. Vol. 183. P. 1833—1834.
Cooke F., McNally C. M. Mate selection and colour preference in lesser snow geese // Behaviour. 1975. Vol. 53. P. 151—170.
Cooper R. P. Robin hybridization // Austral. Bird Watcher. 1973. Vol. 4. P. 7—15.

Corbin K. W. Genic heterozygosity in the white-crowned sparrow: a potential index to boundaries between subspecies // Auk. 1981. Vol. 98. P. 669—680.
Corbin K. W. Genetic structure and avian systematics // Current ornithology. N. Y.; L., 1983. Vol. 1. P. 211—244.
Corbin K. W., Sibley C. G. Rapid evolution in orioles of the Great Plains // Condor. 1977. Vol. 79. P. 335—342.
Corbin K. W., Sibley C. G., Ferguson A. Genic changes associated with the establishment of sympatry in orioles of the genus Icterus // Evolution. 1979. Vol. 33. P. 624—633.
Costa Perez L., Rodriques Parada P. Hibrids de anatidas en las marismas de Guadalquivir // Donana Acta vertebr. 1981. Vol. 8. P. 318.
Courtney T. Observations on hybridism among rosellas in the nature state // Emu. 1967. Vol. 67. P. 152—154.
Cousin G. Quelques points de vue sur l'hybridation chez les animaux // Bull. Soc. zool. France. 1967. Vol. 92. P. 441—495.
Cox J. B. Hybridization between mourning and MacGillivray's warblers // Auk. 1973. Vol. 90. P. 190—191.
Cox J. B. Some remark on the breeding distribution and taxonomy of the prions (Procellariidae: Pachyptila) // Rec. S. Austral. Mus. 1980. Vol. 18. P. 91—121.
Cox J. B., Close D. H. Interbreeding of little and fairy terns // Emu. 1977. Vol. 77. P. 28—32.
Cracraft J. Species concept and speciation analysis // Current ornithology. N. Y.; L., 1983. Vol. 1. P. 159—187.
Cramp S., Simmons K. E. L. Handbook of the birds of Europe, the Middle East and North Africa. The birds of the Western Palearctic. Oxford Univ. Press. Vol. 1. 1980a. 722 p.; Vol. 2. 1980b. 695 p.; Vol. 3. 1983. 913 p.
Craven S. R., Westemeier R. L. Probable Canada goose × white-fronted goose hybrids // Wilson Bull. 1979. Vol. 91. P. 628—629.
Crawford J. Morphology and behaviour of greater× lesser prairie chicken hybrids // Southwest. Natur. 1978. Vol. 23. P. 591—596.
Crook J. R. Song variation and species discrimination in blue-winged warblers // Wilson Bull. 1984. Vol. 96. P. 91—99.
Cupper J. Interbreeding of brown goshawk and white goshawk // Austral. Bird Watcher. 1976. Vol. 6. P. 306—310.
Cvitanic A. An interesting hybrid between the goldfinch (Carduelis carduelis L.) and the greenfinch (Carduelis chloris L.) caught in nature // Larus. 1984—1985 (1986). Vol. 36/37. P. 245—248.*
Czikeli H. Acoustic differentiation in the yellow wagtail complex (Motacilla flava ssp.) // Abstr. XVIII Congr. Intern. Ornithol. Moscow: Nauka, 1982. P. 179.
Czikeli H. Biochemical genetics in the yellow wagtail complex: conservative avian protein evolution reconfirmed by isoelectric focusing // Biochem. Syst. and Ecol. 1985. Vol. 13. P. 171—178.
da Prato S. R. D., da Prato E. S. Probable hybridisation between chiffchaff and willow warbler // Brit. Birds. 1983. Vol. 76. P. 248—251.
Darevski J. S. Origin of unisexuality and hybridogenous speciation in vertebrate animals // Abh. Akad. Wiss. DDR. Abt. Math. Naturwiss. Techn. 1983. N 14. S. 75—82.
Davies M. Identification of hybrid leucistic gull // Brit. Birds. 1987. Vol. 71. P. 80—82.
Davies S. J. J. F. Patterns of inheritance in the bowing display and associated behaviour of some hybrid Streptopelia doves // Behaviour. 1970. Vol. 36. P. 187—214.
Davies W. G. Cluster analysis applied to the classification of postures of the chilean flamingo (Phoenicopterus chilensis) // Anim. Behav. 1978. Vol. 26. P. 381—388.
Davis J. W. F., O'Donald P. Estimation of assortative mating preferences in the Arctic skua // Heredity. 1976. Vol. 36. P. 235—244.
Davis L. J., Webster F. S. (Jr). An intergeneric hybrid flycatcher (Tyrannus × Muscivora) // Condor. 1970. Vol. 72. P. 37—42.
Davison N. A possible hybrid common crane × Siberian crane in Turkey // Bull. Ornithol. Soc. Middle East. 1983. N 15. P. 1—3.
Delgado J. M. R. Neuronal constellation in agressive behaviour // Aggression and violence: a psychobiological and clinical approach: Proc. I Saint Vincent spec. Conf. / Ed. I. Valzelli, I. Morgese. 1981.
del Junco O. Un intrigante anade hibrido (Anas. sp. × Anas sp.) en Donana // Ardeola. 1986. Vol. 14. P. 214—216.
Delmée E. Nids a l'air lidre du moineau domestique (Passer domesticus) en Hainant occidental // Aves. 1981. T. 18. P. 130—136.
Deng Qi-Hsiang. Естественный гибрид между Chrysolophus amherstiae и Ch. pictus // Acta zool. sinica. 1974. Vol. 20. P. 107. (На китайск. яз.).
Dennis R. H. et al. Possible interbreeding of Slavonian grebe and black-necked grebe // Scot. Birds. 1973. Vol. 7. P. 307—308.

de Rouck K., van Camp I., Colin D. Hybridization between Aythya collaris and Aythya marila? // Wielewaal. 1982. Vol. 48. P. 344.*
Desfayes M. A possible hybrid Jynx ruficollis×torquilla // Bull. Brit. Ornithol. Club. 1969. Vol. 89. P. 110—112.
Desmet J. Uiterlijk en gedrag van een hybride meerkoet (Fulica atra) × waterhoen (Gallinula chloropus) // Gerfaut. 1983. T. 73. P. 293—302.
Devillers P. Distribution and relationships of South American squas // Ibid. 1978. T. 68. P. 374—417.
Devillers P., Terschuren J. A. Relationships between the blue-eyed shags of South America // Ibid. 1978. T. 68. P. 53—86.
Dhondt A. A., Huble J. Een geval van hybridisatie tussen een glaskompees ♂ (Parus palustris) en een matkopmees ♀ (Parus montanus) te Gent // Ibid. 1969. T. 59. P. 374—377.
Dickerman R. W. Hybrids among the fringillid genera Junco-Zonotrichia and Melospiza // Auk. 1961. Vol. 78. P. 527—632.
Dickerman R. W. A hybrid grasshoper sparrow × savannah sparrow // Ibid. 1968. Vol. 85. P. 312—315.
Diesselhorst G., Martens J. Hybriden von Parus melanolophus und Parus ater im Nepal-Himalaya // J. Ornithol. 1972. Bd. 113. S. 374—390.
Dijkstra S. J. Bastard Turkse-tortel — Lachduif // Levende natuur. 1970. Vol. 73. P. 240.
Dilger W. C. Hostile behavior and reproductive isolating mechanisms in the avian genera Catharus and Hylocichla // Auk. 1956. Vol. 73. P. 313—353.
Dilger W. The behavior of lovebirds // Sci. Amer. 1962. Vol. 206. P. 88—98.
Disher P. An unusual ibis // Bird Observ. 1983. N 620. P. 77.
Dixon K. L. An ecological analysis of the interbreeding of crested titmice in Texas // Univ. Cal. Publ. Zool. 1955. Vol. 54. P. 125—206.
Dobzhansky Th. Genetics and origin of species. N. Y.: Columbia Univ. Press, 1937. 364 p.
Dornbusch M. Mischpaar von Gebirgsstelze (Motacilla cinerea) und Bachstelze (M. alba) sowie Brutbeteiligung de Gebirgsstelze bei einum Bachstelzenpaar // Vogelwelt. 1968. Bd. 89. S. 43—45.
Dow D. D. Hybridization in the avian genus Myzantha // Mem. Queensl. Mus. 1972. Vol. 16. P. 265—269.
Dowling T. E., Moore W. S. Level of reproductive isolation between two ciprinid fishes, Notropis cornutus und N. chrysocephalus // Copeia. 1984. P. 617—628.
Dowsett R. J., Dowsett-Lemaire F. The systematic status of some Zambian birds // Gerfaut. 1980. T. 70. P. 151—200.
Dragoev P. On the population of the rock partridge (Alectoris graeca Meisner) in Bulgaria and method of census // Acta ornithol. Warszawa. 1974. Vol. 14. P. 251—255.
Dragomir N., Inascu M. Semnalarea unui hibrid intre rata mare si rata micá // Vînát. Pesc. Sportiv. 1969. Vol. 21. P. 23.
Dubois P. Confusion possible entre les hybrides de fuligules européens Aythya sp. pl. et certain espèces americanes // Nos oiseaux. 1979. Vol. 35. P. 135—136.
Dunajewski A. Die eurasiatischen Formen der Gattung Sitta Lin. // Acta Ornithol. Mus. Zool. Pol. 1934. T. 1. S. 181—252.
Eck S. Intraspezifische Ausformungen im Flügel- und Schwanzbau bei Würger-Formenkreisen der Gattung Lanius (Aves, Laniidae) // Zool. Abh. Staatl. Mus. Tierk. Dresden. 1973a. Bd. 32. S. 75—119.
Eck S. Ein Würger-Bastard im Elbtal bei Pirna // Ibid. 1973b. Bd. 32. S. 1—4.
Eck S. Die Entwicklung superspezifischer Begrifte in der zoologischen Taxonomie seit der Jahrhundertwende // Biol. Rdsch. 1978. Bd. 16. S. 98—103.
Eck. S., Piechocki R. Eine Kontaktzone zwischen den bokharensis-Subspecies und den major-Subspecies der Kohlmeise, Parus major, in der Südwest Mongolei // Mitt. Zool. Mus. Berlin. 1977. Bd. 53. Suppl. S. 127—136.
Ehrman L. The genetics of sexual isolation in Drosophila paulistorum // Genetics. 1961. Vol. 46. P. 1025—1038.
Eigenhuis K. J. Presumed hybrids of great white egret × grey heron in Flevoland in 1981—83 // Dutch Birding. 1984. Vol. 6. P. 93—94.*
Eigenhuis K. J. Hybridisatie van de geelpootmeeuw Larus cachinnas in Netherland in 1985// Oriolus. 1986. Vol. 52. P. 55—58.
Eisemann E., Howell T. R. The taxonomic status of the hummingbirds Chalybura melanorrhoa and Chalybura urochrysia // Condor. 1962. Vol. 64. P. 300—309.
Ekins G. R. Notes on an apparent wigeon×American wigeon hybrid // Essex Bird Rep. 1983. P. 84—85.
Eldbridge J. L. Display inventory of the torrent duck // Wildfowl. 1979. N 30. P. 5—15.
Emlen S. T., Rising J. D., Thompson W. L. A behavioral and morphological study of sympatry in indigo and lazuli buntings of the Great Plains // Wilson Bull. 1975. Vol. 87. P. 145—302.

Endler J. A. Geographic variation, speciation and clines. Princeton Univ. Press, 1977. 246 p. (Monogr. Pop. Biol.; N 10).
Eng R. L. Two hybrid sage grouse × sharp-tailed grouse from central Montana // Condor. 1971. Vol. 73. P. 491—493.
Ente C. W., Middelman G., de Monchy H. M. Waarneming van een mogelijke bastard van brandgans (Branta leucopsis) × kolgans (Anser albifrons) // Limosa. 1964. Vol. 37. P. 310—311.
Erard Ch., Etchecopar R. D. Contribution a l'etude des oiseaux d'Iran. P., 1970. 146 p. (Mem. Mus. Nat. Hist. Naturelle. Nouv. sér., sér. A ; T. 64).
Erard Ch., Guillou J. J., Mayaud N. Sur l'identité spécifique de certains larides nicheurs au Sénégal // Alauda. 1984. T. 52. P. 184.
Erickson T. G. A possible hybrid between the hooded merganser and the red-breasted merganser // Wilson Bull. 1952. Vol. 64. P. 167.
Erskine A. J. Some new data on introgression in flickers from British Columbia // Canad. Field-Natur. 1962. Vol. 76. P. 82—87.
Eskildsen J. Smaobs // Feltornithol. 1975. Vol. 15. P. 128—130.
Etchécopar R. D., Hüe F. The birds of North Africa from the Canary Islands to the Red Sea. Edinburgh; L.: Oliver, Boyd, 1967. 612 p.
Evans K. Observations on a hybrid between the sharp-tailed grouse and the greater prairie chiken // Auk. 1966. Vol. 83. P. 128—129.
Evans M. E., Sladen W. J. L. A comparative analysis on the bill markings of whistling and Bewick's swans and out-of-range occurence of the two taxa // Ibid. 1980. Vol. 97. P. 697—703.
Fabricus E. The Canada goose in Sweden // Rapp. Naturvardskeverket. 1983. N 1678. P. 1—85.*
Falls J. B., d'Agincourt L. G. Why do meadowlarks switch song types // Canad. J. Zool. 1982. Vol. 60. P. 3400—3408.
Farm M. Male brambling displaying to female chaffinch // Brit. Birds. 1983. Vol. 76. P. 351.
Ferguson-Lees I. J. Rare breeding birds in the United Kingdom in 1975 // Ibid. 1977. Vol. 70. P. 2—23.
Ferianc O., Brtek V. Hybrid der Rauchschwalbe (Hirundo rustica L.) und der Mehlschwalbe (Delichon urbica L.) // Biologia (ČSSR). 1974. Sv. 29. S. 863—868.
Fetteroli P. M., Blokpoel H. An assessment of possible intraspecific brood parasitism in ring-billed gulls // Canad. J. Zool. 1984. Vol. 62. P. 1680—1684.
Ficken M. S., Ficken R. W. Singing behaviour of blue-winged and golden-winged warblers and their hybrids // Behaviour. 1967. Vol. 28. P. 149—181.
Fimagalli C. Ibrido cornacchia nera × cornacchia grigia // Riv. ital. ornitol. 1973. Vol. 41. P. 205.
Finley J., Ireton D., Schleidt W. H., Thompson T. A. A new look at the features of mallard courtship display // Anim. Behav. 1983. Vol. 31. P. 348—354.
Finnley D. Strict hunting safeguards ordered to protect Mexican duck, whoopers // Endang. Spec. tech. Bull., 1977. Vol. 2. P. 1—2.
Fisher H. I. Sympatry of Laysan and black-footed albatrosses // Auk. 1972. Vol. 89. P. 381—402.
Fjeldså J. Possible female hybrids between Bucephala islandica and clangula // Bull. Brit. Ornithol. Club. 1973. Vol. 93. P. 6—9.
Fjeldså J. Biology and systematic relations of the Andean coot «Fulica americana ardesiaca» (Aves, Rallidae) // Steenstrupia. 1982. Vol. 8. P. 1—21.
Flack J. A. D. Hybrid parakeets on the Mangere Islands, Chatam group // Notornis. 1976. Vol. 23. P. 253—255.
Fletcher L. E., Smith D. G. Some parameters of song important in conspecific recognition by gray catbird // Auk. 1978. Vol. 95. P. 338—347.
Flower G. Hybrid coot × moorhen in New Yorkshire // Brit. Birds. 1983. Vol. 76. P. 409—410.
Folkestad A. O. Bastardering mellom bokfink og bjorkefink // Sterna. 1967. Vol. 7. P. 343—344.
Fontaine V. Bastarder mellan bjöktrast (snöskata) och koltract, Turdus pilaris L. ♂ × Turdus merula L. ♀ // Fauna och flora. (Sver.) 1955. Bd. 56. S. 225—233.
Ford J. Concept of subspecies and hybrid zones, and their application in Australian ornithology // Emu. 1974a. Vol. 74. P. 113—123.
Ford J. Taxonomic significance of some hybrid and abberant-plumaged quail-thrushes // Ibid. 1974b. Vol. 74. P. 80—90.
Ford J. Hybridization of splendid and torquoise wrens // Ibid. 1975. Vol. 75. P. 153—154.
Ford J. Subspeciation, hybridization and relationships in the little shrike-thrush Colluricincla megarhyncha of Australia and New Guinea // Ibid. 1979. Vol. 79. P. 195—210.
Ford J. Hybrid phenotypes in male figbirds, Sphecopheres viridis in Queensland // Ibid. 1982. Vol. 82. P. 126—130.

Ford J. Evolutionary and ecological relationships between quail-thrushes // Ibid. 1983. Vol. 83. P. 152—172.
Ford J. Species limits and phylogenetic relationhips in corellas of the Cacatua pastinator complex // Ibid. 1985. Vol. 85. P. 163—180.
Ford H. A. A comment on the relationship between miners Manorina spp. in South Australia // Ibid. 1981. Vol. 81. P. 247—250.
Ford N. L. Variation in mate fidelity in monogamous birds // Current ornithology. N. Y.; L., 1983. Vol. 1. P. 329—356.
Foschi F. Un nuovo ibrido eccezionale // Gli uccelli Italia. 1979. Vol. 4. P. 36—38.
Fouarge J. G. Observation d'un pouillot considéré comme hybride du pouillot de boneli et du pouillot siffleur (Phylloscopus bonelli × Phylloscopus sibilatrix) // Gerfaut. 1972. T. 62. P. 307—311.
Foxall R. A. Presumed hybrids of the herring gull and the great black-backed gull — a new problem of indentification // Amer. Birds. 1979. Vol. 33. P. 838.
Francis D. M. A possible hybrid Uraeginthus angolensis × U. bengalensis // Bull. Zambian Ornithol. Soc. 1975. Vol. 7. P. 26—27.
Freese F. Blue-winged × cinnamon teal hybrid // Passenger Pigeon. 1982. Vol. 44. P. 43.
Freitag F. Interspezifische Konkurrenz zwischen Wacholderdrossel (Turdus pilaris) und Amsel (Turdus merula) // Ornithol. Mitt. 1971. Bd. 23. S. 58.
French N. R. Distribution and migration of the black rosy finch // Condor. 1959. Vol. 61. P. 18—29.
Frith H. J., Barker R. D. Food of the plumed pigeons Geophaps plumifera and Geophaps ferruginea // Austral. Wildlife Res. 1975. Vol. 2. P. 63—76.
Fuller E. Hybridization amongst the Paradisaeidae // Bull. Brit. Ornithol. Club. 1979. Vol. 99. P. 145—152.
Gailly P. Communication acoustique et chants des oiseauz. Somplicite et complexite: un compromis // Canad. ethol. appl. 1984. Vol. 4. P. 73—179.
Garnier A. Note sur la nidification d'un couple mixte de goélands dans la réserve naturelle du Fier d'Ars (Ile de Ré) // Oiseau et Rev. franç. ornithol. 1983. T. 53. P. 292—293.
Gaston A. J., Decker R. Interbreeding of Thayer's gull, Larus thayeru, and Kumlien's gull, Larus glaucoides kumlieni on Southampton Island, Northwest Territories // Canad. Field-Natur. 1985. Vol. 99. P. 257—259.
Gavrilov E. I. On hybridisation of Indian and house sparrows // Bull. Brit. Ornithol. Club. 1965. Vol. 85. P. 112—114.
Gelter H. P. Song differences between the pied flycatcher Ficedula hypoleuca, the collared flycatcher F. albicollis, and their hybrids // Ornis scand. 1987. Vol. 18. P. 205—215.
Géroudet P. Un problème d'identification: les fuligules hybrides // Nos Oiseaux. 1966. Vol. 28. P. 314—317.
Géroudet P. Du Goeland argente au Goeland leocophee: où en sommes-nous aujourd'hui? // Ibid. 1986. Vol. 38. P. 307—314.
Gibb J. The birds of the Maltese islands // Ibis. 1951. Vol. 93. P. 109—127.
Gill F. B. The shield color and relationships of certain Andean coots // Condor. 1964. Vol. 66. P. 206—211.
Gill F. B. Historical aspects of hybridization between blue-winged and golden-winged warblers // Auk. 1980. Vol. 97. P. 1—18.
Gill F. B., Murray B. G. (Jr.) Discrimination behaviour and hybridization of the blue-winged and golden-winged warblers // Evolution. 1972. Vol. 26. P. 282—293.
Gill F. B., Stokes F. J., Stokes C. Contact zones and hybridization in the Jamaican hummingbird, Trochilus polytmus (L.) // Condor. 1973. Vol. 75. P. 170—176.
Gillespie G. D. Hybridization, introgression, and morphometric differentiation between mallard (Anas platyprhynchos) and gray duck (Anas superciliose) in Otago, New Zealand // Auk. 1985. Vol. 102. P. 459—469.
Gillham E., Harrisson J. M., Harrisson J. G. A stady of certain Aythya hybrids // The Wildfowl Trust. XVII Annu. Rep., 1964—1965. Berkshire, 1966. P. 49—65.
Gladstone D. E. Promiscuity in monogamous colonial birds // Amer. Natur. 1979. Vol. 86. P. 35—41.
Gochfeld M., Tudor G. An apparent hybrid goldeneye from Maine // Wilson Bull. 1976. Vol. 88. P. 348—349.
Godfrey R. D., Fedynich A. M. Blue-winged × cinnamon teal hybrid in the southwestern High Plains, Texas // Southwest. Natur. 1987. Vol. 32. P. 397—398.
Godfrey W. E. The birds of Canada. Ottawa, 1966. 428 p.
Godfrey W. E. More presumed hybrid gulls: Larus argentatus × L. marinus // Canad. Field-Natur. 1973. Vol. 87. P. 171—172.
Godin J. Observation d'un hybride probable: mesange bleue (Parus caeruleus) × mesange charbonniére (Parus major) à Saint-Aybert (Nord, France) // Aves. 1974 (1975). Vol. 11. P. 128.

Goethe F. Die Rufe der Eismöve (Larus hyperboreus) und der Silbermöve (Larus argentatus), ein Vergleich // Vogelwarte. 1982. Bd. 31. S. 436—441.
Goodwin D. Estrildid finches of the World. Oxford Univ. Press, 1982. 328 p. (Brit. Mus. (Natur. Hist.); N 832).
Goodwin D. Pigeons and doves of the World. Brit. Mus. (Natur. Hist.). Ithaca; N. Y.: Cornell Univ. Press, 1983. 363 p.
Goodwin D. Crows of the World. Brit. Mus. (Natur. Hist.). Oxford Univ. Press, 1986. 299 p.
Goodwin D. Further notes on chukar and hybrid partriges in Britain and Europe // Avicult. Mag. 1986. Vol. 92. P. 157—160.
Gosney S., Hinde R. A. Changes in the sensitivity of female bulderigars to male vocalisations // J. Zool. 1976. Vol. 179. P. 407—410.
Gosselin M., Norman D., Laporte P. Hybrid yellow-legged gull from Madeleine Island // Amer. Birds. 1986. Vol. 40. P. 58—60.
Götmark F., Andersson M., Hilden O. Polymorphism in the Arctic squa Stercocarius parasiticus in the NE Norway // Ornis fenn. 1981. Vol. 58. P. 48—55.
Gowati P. A., Karlin A. A. Multiple maternity and paternity in single broods of apparently monogamous eastern bluebirds (Sialia sialis) // Behav. Ecol. Sociobiol. 1984. Vol. 15. P. 91—95.
Grandy J. W. The North American black duck (Anas rubripes): a case study of 28 years of failure in American wildlife management // Intern. J. Stud. Anim. Probl. 1983. Vol. 4. Suppl. P. 1—35.
Grant B. R., Grant P. R. Niche shifts and competition in Darwin's finches: Geospiza conirostris and congeners // Evolution. 1982. Vol. 36. P. 637—657.
Grant G. S., Pettit T. N. Birds on Midway and Kure Atolls during the winter of 1979—1980 // J. Field Ornithol. 1981. Vol. 52. P. 244.
Grant P. R. Convergent and divergent character displacement // Biol. J. Linn. Soc. 1972. Vol. 4. P. 39—68.
Grant P. R. The classical case of character displacement // Evolutionary Biology / Ed. T. Dobzhansky, M. K. Hecht, W. C. Steere. N. Y.: Appleton—Century—Crofts, 1975. Vol. 8. P. 237—337.
Grant P. R. Recent evolution of Zosterops lateralis on Norfolk Island, Australia // Canad. J. Zool. 1978. Vol. 56. P. 1624—1626.
Grant P. R. Variation in the size and shape of Darwin's finch eggs // Auk. 1982. Vol. 99. P. 15—23.
Grant P. R. Recent research on the evolution of land birds on the Galapagos // Biol. J. Linn. Soc. 1984. Vol. 21. P. 113—136.
Grant P. Ecology and evolution of Darwin's finches. Princeton Univ. Press, 1986. 458 p.
Graves G. R. Speciation in the carbonated flover-piercer (Diglossa carbonaria) complex of the Andes // Condor. 1982. Vol. 81. P. 1—14.
Gray A. Bird hybrids. Alva, 1958. 390 p.
Green S., Marler P. The analysis of animal communication // Handbook of behavioral neurobiology. Vol. 3. Social behaviour and communication / Ed. P. Marler, J. Vanderbergh. N. Y.; L.: Plenum, 1979. P. 73—158.
Greenewalt C. H. Bird song: Acoustics and psychology. Smithson. Inst. Press, 1968. 194 p.
Greenwood P. J. Mating system, phylopatry and dispersal in birds and mammals // Anim. Behav. 1980. Vol. 28. P. 1140—1162.
Grobler J. H. Pied crow and white-necked raven breeding attempt // Honeyguide. 1974. N 78. P. 44.
Grošelj P. Italijanski vrabec Passer domesticus italiae v Sloveniji // Acrocephalus. 1981. Vol. 2. P. 23—27.
Grošelj P. Hybrids of Passer montanus and Passer domesticus in Slovenia also // Proteus. 1985. Vol. 48. P. 71—73.*
Grudzien T. A., Moore W. S. Genetic differentiation between the yellow-shafted and red-shafted subspecies of the northern flicker // Biochem. Syst. and Ecol. 1986. Vol. 14. P. 451—453.
Grudzien T. A., Moore W. S., Cook J. R., Tagle D. Genic population structure and gene flow in the northern flicker (Colaptes auratus) hybrid zone // Auk. 1987. Vol. 104. P. 654—664.
Gurr L. Interbreeding of Larus novaehollandiae scopulinus and Larus bulleri in the wild in New Zealand // Ibid. 1967. Vol. 109. P. 552—555.
Güttinger H. R., Clauss G. Der Gesangsaufbau von Stieglitz-Kanarien-bastarden (Carduelis carduelis × Serinus canaris) in Vergleich zu den Eltenarten // J. Ornithol. 1982. Bd. 123. S. 269—286.
Gwinner E., Dorka V. Beobachtungen an Zilpzalp-Fitis-Mischsangern // Vogelwelt. 1965. Bd. 86. S. 146—151.
Györfi S. Adatik a tövisszuro gébics (Lanius colluro L.) ökologiájához // Aquila. 1968. Vol. 75. P. 159—192.
Haddon M. A re-analysis of hybridization between mallard and grey ducks in New Zealand // Auk. 1984. Vol. 101. P. 190—191.

Haffer T. Speciation in Colombian forest birds west of Andes // Amer. Mus. Novit. 1967. N 2294. P. 1—57.

Haffer J. Speciation in Amazonian forest birds // Science. 1969. Vol. 165. P. 131—137.

Haffer J. Secondary contact zones of birds in northern Iran // Bonn. Zool. Monogr. 1977a. N 10. P. 1—64.

Haffer J. Verbreitung und Hybridisation der Pionites-Papageien Amazoniens // Bonn. Zool. Beitr. 1977b. Bd. 28. S. 269—278.

Haffer J. Superspecies and species limits in vertebrates // Ztschr. zool. Syst. und Evolutionsforsch. 1986. Vol. 24. P. 169—190.

Haldas S. Om bastardering mellom rype og orrfuge og om nytt funn av rype-orre (Lagopus sp. × Lyrurus tetrix) i Meraker. Nord. Trondelag i desember 1972 // Sterna. 1974. Vol. 13. P. 48—50.

Hall B. P. The francolinus, a study of speciation // Bull. Brit. Mus. Natur. Hist. 1963. Vol. 10, N 2. P. 105—204.

Hall B. P., Moreau R. E. An atlas of speciation in African passerine birds. Brit. Mus. Natur. Hist. 1970. N 680. 423 p.

Hall F. A., Harris S. W. Hybrid of blue winged teal × shoveller in northwestern California // Condor. 1968. Vol. 70. P. 188.

Hall G. A. Hybridization between mourning and MacGillivray's warblers // Bird-Band. 1979. Vol. 50. P. 101—107

Hamel J. Hybridization of eastern and crimson rosellas in Otago // Notornis. 1970. Vol. 17. P. 126—129.

Hansen L. Krydsning mellem Sølmage (Larus argentatus Pont.) og Sildemage (Larus fuscus L.) fundet ynglende sammen med en Solvmage // Dansk. Ornithol. foren. Tidsskr. 1960. Vol. 54. P. 85—87.

Haramis G. M. Records of redhead × canvasback hybrids // Wilson Bull. 1982. Vol. 94. P. 559—602.

Hardy J. W. Physical and behavioral factors in sociality and evolution of certain parrots (Aratinga) // Auk. 1966. Vol. 83. P. 66—83.

Hardy J. W., Dickerman R. W. Relationships between two forms of the red-winged blackbird in Mexico // Living Bird. 1965. P. 107—129.

Hario M., Numminen T., Yrjölä R. Raritteettikomitean nyväksymät vuoden 1986 harvinaissushavainnot // Lintumies. 1987. Vol. 22. P. 195—206.

Harris M. P. Abnormal migration and hybridization of Larus argentatus and L. fuscus after interspecific fostering experiments // Ibis. 1970. Vol. 112. P. 488—498.

Harris M. P. The Galapagos avifauna // Condor. 1973. Vol. 75. P. 265—278.

Harris M. P., Morley C., Green G. H. Hybridization of herring and lesser black-backed gulls in Britain // Bird Study. 1978. Vol. 25. P. 161—166.

Harris M. P., Norman F. I., McColl R. H. S. A mixed population of redpolls in Northern Norway // Brit. Birds. 1965. Vol. 85. P. 288—294.

Harris S. W., Wheeler R. J. Hybrid of blue-winged teal × cinnamon teal in northern California // Condor. 1965. Vol. 67. P. 539—540.

Harrison C. J. O. Three apparent natural hybrids between Walden's barwing Actinodura waldeni and the hoary barwing A. nipalensis, in the collections of British Museum Natural History // J. Bombay Natur. Hist. Soc. 1985. Vol. 82. P. 412—413.

Harrison G. R. Classified notes // Annu. Rep. w. Midl. Bird Club. 1982. N 49. P. 27—105.

Harrison J. M. A wild-shot wigeon × European green-winged teal // Bull. Brit. Ornithol. Club. 1962. Vol. 82. P. 165—169.

Harrison J. M. Some remarks on an anomalous gull // Ibid. 1965. Vol. 85. P. 67—70.

Harrison J. M., Harrison J. G. A presumed trigen duck hybrid involving mallard, pintail and gadwall // Ibid. 1965a. Vol. 85. P. 22—26.

Harrison J. M., Harrison J. G. A pair of wild-shot mallard×gadwall from the Solway // Ibid. 1965b. Vol. 85. P. 141—145.

Harrison J. M., Harrison J. G. Remarks on two European wigeon×northern pintail hybrids // Ibid. 1966. Vol. 86. P. 8—11.

Harrison J., Harrison P. A hybrid purple×grey heron on the Camargue // Ibid. 1968a. Vol. 88. P. 1—4.

Harrison J., Harrison P. Some wild-shot duck hybrids from the Indian subcontinent // J. Bombay Natur. Hist. Soc. 1968b. Vol. 65. P. 670—676.

Harrison J. M., Harrison J. G. A goose hybrid with the head pattern of giant Canada goose // Bull. Brit. Ornithol. Club. 1969a. Vol. 89. P. 31—32.

Harrison J. M., Harrison J. G. Comments on a wildshot pintail × teal hybrid // Ibid. 1969b. Vol. 89. P. 100—103.

Harrison J., Harrison J. A note on three female pochard × tufted duck hybrids // Ibid. 1970. Vol. 90. P. 86—88.

Harrison J. M., Harrison J. G. Notes on further pintail × teal hybrid // Ibid. 1971. Vol. 91. P. 28—32.

Hatch D. R. M. Possible intermediate Ross'goose and snow goose in Manitoba // Auk. 1976. Vol. 93. P. 391—392.

Haversmidt F. Hybrids of Thraupis palmarum and Thraupis virens // Bull. Brit. Ornithol. Club. 1966. Vol. 86. P. 5—6.

Hayman P., Marchant J., Prater J. Shorebirds. L.; Sidney: Croom Helm, 1986. 412 p.

Hays H. Probable common × roseate tern hybrids // Auk. 1975. Vol. 92. P. 219—234.

Heim de Balsac H., Mayaud N. Les oiseau du nord-ouest del'Afrique. P., 1962. 486 p.

Hellebrekers W. Ph. J., Voous K. H. Nestparasitisme van de krooneend // Limosa. 1964. Vol. 37. P. 5—11.

Hererra C. M., Hiraldo F. Sobre un híbrido de Anas crecca y A. penelope // Ardeola. 1973. Vol. 19. P. 16—17.

Heusmann H. W. Mallard-black duck relationships in the Northeast // Wildlife Soc. Bull. 1974. Vol. 2. P. 171—177.

Hilden O. A hybrid Parus ater×P. montanus found in Finland // Ornis fenn. 1983. Vol. 60. P. 171—177.

Hilden O., Ketola H. A mixed pair of Parus cinctus and P. montanus nesting in Kuusamoè // Ibid. 1985. Vol. 62. P. 26.

Hinde R. A. A comparative study of the courtship of certain finches (Fringillidae) // Ibis. 1955. Vol. 97. P. 706—745.

Hinde R. A. A comparative study of the courtship of certain finches (Fringillidae) // Ibid. 1956. Vol. 98. P. 1—23.

Hinde R. A. Behaviour and speciation in birds and lower vertebrates // Biol. Rev. 1959. Vol. 34. P. 85—128.

Hinde R. A. Bird vocalizations: their relations to current problems in biology and psychology. L.: Cambridge Univ. Press, 1969. 394 p.

Hinde R. A., Tinbergen N. The comparative study of species-specific behavior // Behavior and evolution / Ed. A. Roe, G. A. Simpson. New Haven: Yale Univ. Press, 1958. P. 251—268.

Hines J. E., Mitchell G. J. Parasitic laying in nests of gadwalls // Canad. J. Zool. 1984. Vol. 62. P. 627—630.

Hoffman W., Wiens J., Scott J. Hybridization between gulls (L. glaucescens and L. occidentalis) in the Pacific northwest // Auk. 1978. Vol. 95. P. 441—458.

Holgersen H. On a hybrid duck Anas crecca × A. platyrhynchos // Sterna. 1956. Vol. 2. P. 63—64.

Holley A. J. F. Adoption, parent-chick recognition and maladaptation in the herring gull Larus argentatus // Ztschr. Tierpsychol. 1984. Bd. 64. S. 9—14.

Holmes R. T., Black C. P. Ecological distribution of birds in the Kolomak River-Askinuk mountain region, Yukon-Kuskokwim delta, Alaska // Condor. 1978. Vol. 75. P. 150—163.

Holt E. G. The status of the great white heron (Ardea occidentalis) and Wurdemann's heron (Ardea wurdemannii Baird.) // Sci. Publ. Clevland Mus. Natur. Hist. 1928. Vol. 1. P. 1—35.

Holynski R. Mieszaniec typu Parus pleskei na Mierzei Wiślanej // Not. ornitol. 1975. T. 15. S. 127—128.

Hongell H., Saari L. A mixed pair of collared Streptopelia decaocto and turtle doves S. turtur in Kokkola, W. Finland, in 1978—1979 // Ornis fenn. 1983. Vol. 60. P. 61—62.

Hoogerwerf A. The occurence of Nytricorax caledonicus in Java // Ardea. 1966. Vol. 54. P. 81—87.

Howe W. H. Hybridization of black-capped and mountain chickadees in the Rio Grande Valley of New Mexico // Auk. 1985. Vol. 102. Suppl. 1. P. 11AA.

Howell T. R. Natural history and differentiation in the yellow-bellied sapsuker // Condor. 1952. Vol. 54. P. 237—282.

Howell T. R. A hybrid of the pintail and green-winged teal // Ibid. 1959. Vol. 61. P. 226—227.

Hubbard J. P. A possible back-cross hybrid involving scaled and Gambel's quail // Auk. 1966. Vol. 83. P. 136—137.

Hubbard J. P. The relationships and evolution of the Dendroica coronata complex // Ibid. 1969. Vol. 86. P. 393—432.

Hubbard J. P. Status of the night herons (Nycticorax) of the Phillipines and vicinity // Nemouria. 1976. N 19. P. 1—10.

Hubbard J. P. Southwest region: New Mexico // Amer. Birds. 1983. Vol. 38. P. 381—383.

Hudson G. E. An apparent hybrid between the ring-necked pheasant and the blue grouse // Condor. 1955. Vol. 57. P. 304.

Hüe F., Etchécopar R. D. Les oiseaux du Proche et du Moyen Orient de la Méditerranée aux contreforts de l'Himalaya. P.: Boubée et Cie, 1970. 950 p.

Huels T. R. Cave swallow paired with cliff swallows // Condor. 1985. Vol. 87. P. 441—442.

Hume R. A. Identification of hybrid gulls // Brit. Birds. 1978. Vol. 71. P. 273—274.

Hume R. A. Hybrid tree × house sparrow paired with house sparrow // Ibid. 1983. Vol. 76. P. 234—235.

Hunt D. B. Detailed descriptions. Black duck Anas rubripes // Isles Scilly Bird Rep. 1978. 1979. P. 48—50.

Hunt G. L. (Jr.), *Hunt M. W.* Female-female pairing in western gulls (Larus occidentalis) in southern California // Science. 1977. Vol. 196. P. 1466—1467.

Hunt G. L. (Jr.), *Newman A. L., Warner M. H., Wingfield J. C., Kaiwi J.* Comparative behaviour of male-female and female-female pairs among western gull prior to egg-laying // Condor. 1984. Vol. 86. P. 157—162.

Hunter E. N., Dennis R. H. Hybrid great northern diver × blackthroated diver in western Ross // Scot. Birds. 1972. Vol. 7. P. 89—91.

Hunter S. Species and sexual isolating mechanisms in sibling species of giant petrels Macronectes // Polar Biol. 1987. Vol. 7. P. 295—301.

Hurley G. F., Jones T. W. A presumed mixed bay-breasted × blackburnian warbler nesting in West Virginia // Redstart. 1983. Vol. 50. P. 108—111.

Huxley J. Courtship activities in red-throated diver (Colymbus stellatus Pontopp.) together with a discussion on the evolution of the courtship in birds // Biol. J. Linn. Soc. 1923. Vol. 35. P. 253—293.

Huxley J. S. Threat and warning coloration in birds, with a general discussion of the biological function of colour // Proc. VIII Intern. Ornithol. Congr. Oxford, 1938. P. 430—455.

Immelmann K. Beseidlungsgeschichte und Bastardierung von Lonchura castaneothorax und Lonchura flaviprymna in Nordaustralien // J. Ornithol. 1962. Bd. 10. S. 344—357.

Immelman K. Sexual and other long-term aspects of imprinting in birds and other species // Adv. Study Behav. 1972a. Vol. 4. P. 147—174.

Immelmann K. The influence of early experience upon the development of social behaviour in Estrildinae finches // Proc. XV Intern. Ornithol. Congr. Leyden, 1972b. P. 291—313.

Ingolfsson A. Hybridization of glaucos gull Larus hyperboreus and herring gull L. argentatus in Iceland // Ibis. 1970. Vol. 112. P. 340—362.

Irwin M. P. S. The red-necked and Swainson's francolin in Rhodesia // Honeyguide. 1971. N 66. P. 29—33.

Irwin M. P. S. The distribution and ecology of the yellow-eyed, black-throated and lemon-breasted canaries Serinus mozambicus, S. atrogularis and S. citrinipectus in Rhodesia // Ibid. 1979. N 98. P. 23—29.

Jackson M. F. A hybrid between Barrow's and common goldeneyes // Auk. 1959. Vol. 76. P. 92—94.

Jansson T. Canada goose × greylag goose? // Calidris. 1984. Vol. 13. P. 38—40*.

Järvinen A. A successful mixed breeding between Parus cinctus and Parus montanus in Finnish Lapland // Ornis. fenn. 1986. Vol. 64. P. 158.

Järvinen A., Ylimaunu J., Hannila J. A mixed nesting pair Parus montanus and P. cinctus in Finnish Lapland // Ibid. 1985. Vol. 62. P. 25—26.

Jauch W. A. Ein wildlesender Bastard der Tafelente × Kolbenente Nyroca f. ferina (L.) × Netta rufina (Pall.) // Vogel der Heimat. 1952. Bd. 22. S. 71—73.

Jehl J. R. (Jr.). Two probable hybrid gulls from New Jersey // Auk. 1965. Vol. 82. P. 498—500.

Jehl J. R. (Jr.). A new hybrid oystercatcher from South America, Haematopus leucopodus × H. ater // Condor. 1978. Vol. 80. P. 344—346.

Jenni L., Schaffner U. Herbstbewegungen von Haus- und Feldsperling Passer domesticus domesticus und P. montanus in der Schweiz // Ornithol. Beob. 1984. Bd. 81. S. 61—67.

Jennings P. P. Observations on an instance of hybridization between a male firecrest and a female goldcrest // Ardea. 1985. Vol. 73. P. 191—192.

Jensen R. A., Dean W. R. J. A wild cape teal × yellowbill duck hybrid // Madoqua. Ser. 1. 1973. N 8. P. 75—76.

Johnsgard P. Hybridization in the Anatidae and its taxonomic implication // Condor. 1960a. Vol. 62. P. 25—33.

Johnsgard P. A quantitative study of sexual behaviour of mallard and black ducks // Wilson Bull. 1960b. Vol. 72. P. 133—155.

Johnsgard P. A. Evolutionary relationships among North American mallards // Auk. 1961. Vol. 78. P. 3—43.

Johnsgard P. A. Comparative behaviour and relationships of the eiders // Condor. 1964. Vol. 66. P. 115—129.

Johnsgard P. A. Sympatry changes and hybridization incidence in mallard and black ducks // Amer. Natur. 1967. Vol. 77. P. 51—63.

Johnsgard P. A. A summary of intergeneric New World quail hybrids, and a new intergeneric hybrid combination // Condor. 1970. Vol. 72. P. 85—88.

Johnsgard P. A. Etho-ecological aspects of hybridization in Tetraonidae // J. Wild Pheasant Assoc. 1981. Vol. 7. P. 42—57.

Johnsgard P. A. The grouse of the World. L.; Canberra: Croom Helm, 1983a. 413 p.

Johnsgard P. A. Cranes of the World. L.; Canberra: Croom Helm, 1983b. 257 p.
Johnsgard P. A. The hummingbirds of North America. Wash. (D. C.): Smithonian Inst. Press, 1983 c. 303 p.
Johnsgard P. A. The pheasant of the World. L.; Canberra: Croom Helm, 1986. 300 p.
Johnsgard P. A., Wood R. E. Distributional changes and interaction between prairie chickens and sharp-tailed grouse in the Midwest // Wilson Bull. 1968. Vol. 80. P. 173—188.
Johnson D. N. Hybridization between wattled and blue cranes // Bokmakierie. 1985. Vol. 37. P. 126.
Johnson N. K., Zink R. M. Speciation in sapsuckers (Sphyrapicus). I. Genetic differentiation // Auk. 1983. Vol. 100. P. 871—884.
Johnson N. K., Johnson C. B. Speciation in sapsuckers (Sphyrapicus). II. Sympatry, hybridization, and mate preference in S. ruber daggetti and S. nuchalis // Ibid. 1985. Vol. 10. P. 1—15.
Johnston D. W. The biosystematics of American crows. Seattle: Univ. Wash. Press, 1961. 119 p.
Johnston D. W. Ecological aspects of hybridizing chikadees (Parus) in Virginia // Amer. Midland Natur. 1971. Vol. 85. P. 123—134.
Johnston J. Hybrid redbill teal Anas erythrorhyncha × yellowbill teal Anas undulata // Ostrich. 1971. Vol. 42. P. 154—155.
Johnston R. Taxonomy of house sparrows and their allies in the Mediterranean Basin // Condor. 1969. Vol. 71. P. 129—139.
Johnstone G. W. Interbreeding by Macronectes halli and M. giganteus at Macquarie Island // Emu. 1978. Vol. 78. P. 235.
Jollie M. A hybrid between the spruce grouse and the blue grouse // Condor. 1955. Vol. 57. P. 213—215.
Joseph L., Hope R. Aspects of genetic relationships and variation in parrots of the crimson rosella Platycercus elegans complex (Aves: Psittacidae) // Trans. Roy. Soc. S. Austral. 1984. Vol. 108. P. 77.
Jouventin P., Viot Ch.-R. Morphological and genetic variability of snow petrels Pagodroma nivea // Ibis. 1985. Vol. 137. P. 430—441.
Jukema J., Rijpma U., Hollenga D. A probable hybrid of red-breasted goose (Branta ruficollis) and barnacle goose (Branta leucopsis) in Friesland // Watervogels. 1980. Vol. 5. P. 38—39*.
Kahl M. P. Comparative ethology of the Ciconiidae. Pt 6. The blacknecked, saddlebill, and jabiru storks (genera Xenorhynchus, Ephippiorhynchus, and Jabiru // Condor. 1973. Vol. 75. P. 17—27.
Kaiser W. Der Gesang der Goldammer und die Verbreitung ihrer Dialekte // Falke. 1965. Bd. 12, N 2. S. 40—42; N 3. S. 92—93; N 4. S. 131—135; N 5. S. 169—170.
Kaiser W. Die Dialekte der Goldammer — jetzt Europaprojekt // Falke. 1983. Bd. 30. S. 17—23.
Kaiser W., Schwerin Z. Kr. Der Gesang der Goldammer und die Verbreitung ihrer Dialekte // Falke. 1965. Bd. 17. S. 188—191.
Keast A. Bird speciation in the Australian continent // Bull. Mus. Compar. Zool. 1961. Vol. 123. P. 305—495.
Kessler S. Selection for and against ethological isolation between Drosophila pseudoodscura and D. persimilis // Evolution. 1966. Vol. 20. P. 634—645.
Kilpy M., Hario M. Wing tip pattern and possible affinities of coastal Finnish herring gulls Larus argentatus // Ornis fenn. 1986. Vol. 63. P. 52—54.
King B. A hybrid black duck on the Isles of Scilly // Bristol Ornithol. 1979. N 12. P. 71.
Kist J. «Systematische» beschouwingen naar aanleiding van de waarneming van Heuglins geelpootzilvermeeuw, Larus cahinnans heuglini Bree in Nederland // Ardea. 1961. Vol. 49. P. 1—51.
Klaas C. Ein neues Mischgebiet zwischen Haussperling in Südtirol // Natur und Mus. (BRD). 1967. Bd. 97. S. 29—32.
Klaus S., Andrev A. V., Bergmann H.-H., Muller F., Porkert J., Wiesner J. Die Auerhuhner Tetrao urogallus und T. urogalloides. Wittenberg; Lutherstadt: Siemsen, 1986. 276 S. (Neue Brehm-Bucherei; N 86).
Kleinschmidt O. Lanius collurio × senator. Bastard von Rotruckigem und Rotköpfigem Würger // Berajan. Bastardstudien II. Halle a. S., 1930. Seite 1. S. 1—3.
Klose A. Bastardierung beim Gartenrotschwanz Phoenicurus phoenicurus // Anz. ornithol. Ges. Bayern. 1985 (1986). Bd. 24. S. 184.
Knapton R. W., Falls J. B. Difference in parental contribution among pair types in the polymorphic white-throated sparrow // Canad. J. Zool. 1983. Vol. 61. P. 1288—1292.
Knox A. G. The taxonomy of redpolls // Ardea. 1988. Vol. 76. P. 1—26.
Kohler D., Kneis P., Mauersberger G. Gestalt und Verhälten Zweier Bastarde Larus melanocephalus × L. ridibundus // Mitt. Zool. Mus. Berlin. 1983. Bd. 59. S. 27—46.
Königstedt D., Robel D. Zum Status des Weidensperlings (Passer hispaniolensis) in Bulgarien (Aves, Ploceidae) // Zool. Abh. Staatl. Mus. Tierk. Dresden. 1977. Bd. 34. S. 301—318.

Konishi M. Hearing and vocalization in songbirds // Birds brain and behavior. N. Y. etc.: Acad. Press, 1974. P. 77—86.
Koskimies P. Breeding biology of Blyth's reed warbler Acrocephalus dumetorum in SE Finland // Ornis fenn. 1980. Vol. 57. P. 26—32.
Kroneisl-Rucner R. Der Blutspecht Dendrocopos syriacus in Kroatien und die Frage seiner Bastardierung dem Buntspecht, Dendrocopos major // Larus. 1956. Bd. 9/10. S. 34—47.
Kroodsma D. E., Miller E. H., Quellet H. (eds.). Acoustic communication in birds. N. Y. etc.: Acad. Press. Vol. 1: Production, precertion and design features of sounds. 1983a. 371 p.; Vol. 2: Song learning and its consequences. 1983b. 389 p.
Kroodsma R. L. Hybridisation in grosbeak (Pheucticus) in North Dacota // Wilson Bull. 1974a. Vol. 86. P. 230—236.
Kroodsma R. L. Species recognition behaviour of territorial male rose-breasted and black-headed grosbeaks (Pheucticus) // Auk. 1974b. Vol. 91. P. 54—64.
Kroodsma R. L. Hybridization in buntings (Passerina) in North Dakota and Eastern Montana // Ibid. 1975. Vol. 92. P. 66—80.
Kruijt J. P., Bossema I., Lammers G. J. Effect of early experience and male activity on mate choice in mallard females (Anas platyrhynchos) // Behaviour. 1982. Vol. 80. P. 32—43.
Kullenberg B. Über Verbreitung und Wanderungen von vier Sterna-Arten // Ark. Zool. 1947. Bd. 38A. S. 1—80.
Kuroda N. A list of figures of hybrid duck tribes of the World // Annot. Zool. jap. 1958. Vol. 31. P. 176—183.
Kuroda N. An assumed hybrid between mallard and wigeon // Ibid. 1960. Vol. 33. P. 61—65.
Kuroda N. An interesting duck hybrid recently obtained in Japan // Ibid. 1961. Vol. 34. P. 159—160.
Kuroda N. Note on the whitish underparts of Puffinus tenuirostris and a suppose hybrid between P. griseus // Misc. Rep. Yamashina Inst. Ornithol. Zool. 1967. Vol. 5. P. 194—197.
Kurz F. Bastard Tafelente × Kolbenente (Aythya ferina × Netta rufina) // Vogel der Heimat. 1984. Vol. 55. P. 60—61.
Lack D. The releaser concept in bird behaviour // Nature. 1940. Vol. 145. P. 107—108.
Lack D. The Galapagos finches (Geospizinae) // Occas. Pap. Cal. Acad. Sci. 1945. Vol. 31. P. 1—158.
Lack D. Ecological isolation in birds. Oxford: Blackwell Sci. Publ., 1971. 404 p.
Lack D., Southern H. N. Birds of Tenerife // Ibis. 1949. Vol. 91. P. 607—626.
Lahrman F. W. Possible wild hybrid of the white-fronted × snow goose (in Saskatchevan) // Blue-Jay. 1970. Vol. 28. P. 170.
Lahrman F. W. Hybrid cinnamon teal × blue-winged teal at Regina // Ibid. 1971. Vol. 29. P. 1—28.
Landmann A. Über Bastardierung und Michbruten zwischen Gartenrotschwanz (Phoenicurus phoenicurus) und Haurotschwanz (Phoenicurus ochruros) // Ökol. Vögel. 1987. Bd. 9. S. 97—106.
Lane J. A hybrid eastern bluebird × mountain bluebird // Auk. 1968. Vol. 85. P. 684.
Lane S. G., van *Gessel F. W. C., Minton C. D. T.* A hybrid wader? // Corella. 1981. Vol. 5. P. 114—115.
Lanyon W. E. The comparative biology of the meadowlarks (Sturnella), in Wisconsin // Publ. Nutall Ornithol. Club. Cambridge (Mass.). 1957. Vol. 1. P. 1—67.
Lanyon W. E. The Middle American populations of crested flycatcher, Myarchus tyrannulus // Condor. 1960. Vol. 62. P. 341—350.
Lanyon W. E. Specific limits and distribution of meadowlarks of the desert grassland // Auk. 1962. Vol. 79. P. 183—207.
Lanyon W. E. Hybridization in meadowlarks // Bull. Amer. Mus. Natur. Hist. 1966. Vol. 134. P. 1—25.
Lanyon W. E. Hybrid sterility in meadowlarks // Nature. 1979. Vol. 279. N 5713. P. 557—558.
Lavery H. T. A wild hybrid in the genus Anas L. (Anatidae) // Queensl. J. agr. and animal Sci. 1966. Vol. 23. P. 329—331.
Lebret T. Bastarden van Bradgans Branta leucopsis × Sneeugans Anser caerulescens // Limosa. 1983. Vol. 56. P. 18—19.
Leck C. F. A possible hybrid between the Canada goose and the pink footed goose // Cassinia. 1966/1967. N 50. P. 9—11*.
Lemaire F. Mixed song, interspecific competition and hybridisation in the reed and marsh warblers (Acrocephalus scirpaceus and palustris) // Behaviour. 1977. Vol. 63. P. 215—240.
Lewartowski Z., Winiecki A. Obserwacje mieszanców podgatunkowych czarnowrona i wrony siwej (Corvus corone corone × C. c. cornix) // Not. ornithol. 1984. T. 25. S. 70—71.
Lewis A. D. Further notes on sparrows in Kenya and Somalia // EANHS Bull. 1984. P. 101—103.
Lewontin R. C., Birch L. Hybridization as a source of variation for adaptation to new environment // Evolution. 1966. Vol. 20. P. 315—336.

Lighfoot G. Presumed linnet × greenfinch at Adswood Tip on 12th May 1983 // Birds Greater Manchester. 1984. N 8. P. 41.
Lincoln F. C. A ring-necked pheasant × prairie chicken hybrid // Wilson Bull. 1950. Vol. 62. P. 210—212.
Lind H., Poulsen H. On the morphology and behaviour of a hybrid between goosander and shelduck (Mergus merganser L. × Tadorna tadorna L.) // Ztschr. Tierpsychol. 1963. Bd. 20. S. 588—596.
Lindvall M. L., Low J. B. Nesting ecology and production of western grebes at Bear River migratory bird refuge, Utah // Condor. 1982. Vol. 88. P. 66—70.
Lippens L., Burggraeve G. Hybridation de l'aigrette garzette (Egretta garzetta) et du heron cendre (Ardea cinerea) // Gerfaut. 1983. T. 73. P. 303—311.
Livezey B. C. Phylogeny and historical biogeography of steamerducks (Anatidae: Tachyeres) // Syst. Zool. 1986. Vol. 35. P. 458—469.
Lörl H. Zur Verwandtschaft von Fichtenammer (Emberiza leucocephala) und Goldammer (Emberiza citrinella) // Vogelwelt. 1967. Bd. 88. S. 303—311.
Löhrl H. Bastardierung von Weiden und Sumpfmeise Parus montanus × P. palustris im Nordschwarzwald // J. Ornithol. 1987. Bd. 128. S. 248.
Lokemoen J. T., Sharp D. E. First documental cinnamon teal nesting in North Dacota produced hybrid // Wilson Bull. 1981. Vol. 93. P. 403—405.
Lorenz K. Der Kumpan in der Umwelten des Vögels // J. Ornithol. 1935. Bd. 83. S. 137—213.
*Lorenz K.*Über die Bildung des Instinktbegriffes // Naturwissenschaften. 1937. Bd. 25, N 19. S. 289—300; N 20. S. 307—318; N 21. S. 324—331.
Lorenz K. The evolution of behaviour // Sci. Amer. 1959. Vol. 199. P. 67—78.
Lorenz Th. Ein neuer Bastard, Chrysomitris spinus × Acanthis linaria // J. Ornithol. 1890. Bd. 38. S. 98—100.
Loskot W. M. Oenanthe picata // Atlas der Verbreitung Paläerktischer Vögel / Hrsg. H. Dathe, I. A. Neufeldt. B.: Acad. Verl., 1980. Lief. 8.
Louette M. Allopatric species of birds approaching in western Cameroon // Bonn. Zool. Beitr. 1982. Vol. 33. P. 303—312.
Lübcke W., Mann W. Zehnjährige Bestandserfassung (1974—1983) des Neutöters (Lanius collurio) im Gebiet des Messtischblattes 4820 Bad Wildjungen // Vogelkunde. H. Edertal. 1984. N 10. S. 12—38.
Luepke K. A strange goose: Canada×snow hybrid? // Passenger Pigeon. 1984. Vol. 46. P. 92.
Lumsden H. G. A hybrid grouse, Lagopus×Canachites from Northern Ontario // Canad. Field-Natur. 1969. Vol. 83. P. 23—30.
Lundberg A., Alatalo R. High frequence of cuckoldry in polygynous pied flycatcher // Abstr. XVIII Intern. Ethol. Conf. Brisbane, 1983. P. 181.
Lynch J. F., Ames P. L. A new hybrid hummingbird, Archilochus alexandri × Selasphorus sasin // Condor. 1970. Vol. 72. P. 209—212.
Macdonald M. A., Newby T. E. A wild shot pintail × mallard hybrid // Bull. Brit. Ornithol. Club. 1971. Vol. 91. P. 92—93.
Machado L. O. M. Citacao do ocorêrencia de hibridos de Emberizidae // Ciênc. Cult. S. Paulo. 1975. Vol. 23. Suppl. P. 279.
Macke T. Gelungene Kreutzung von Passer domesticus (L.) und hispaniolensis (T.) // J. Ornithol. 1965. Bd. 106. S. 303—312.
Mackworth-Praed C. W., Grant C. H. B. Birds of Eastern and North-Eastern Africa // African handbook of birds. Ser. 2. L.; N. Y.; Toronto: Longman, 1960. Vol. 2. 1113 p.
Mackworth-Praed C. W., Grant C. H. B. Birds of Central and Western Africa // African handbook of birds. Ser. 3. L.; N. Y.; Toronto: Longman, 1973. Vol. 2. 818 p.
MacLean G. L., MacLean C. M. Extent of overlap in two races of the fiscal shrike // Ostrich. 1976. Vol. 47. P. 66.
MacRoberts M. H. Extramarital courting in lesser black-backed and herring gulls // Ztschr. Tierpsychol. 1973. Bd. 32. S. 62—74.
Madge S. C. Apparent immature glaucous×herring gull hybrids // Brit. Birds. 1978. Vol. 71. P. 272—274.
Maehr D. S., Hintermister J. A possible white ibis — scarlet ibis hybrid in Alachua County // Florida Field. Natur. 1982. Vol. 10. P. 69—73.
Mainardi D. Immunogenetic confirmation of the origin of a presumed natural hybrid between goldfinch and greenfinch // Nature. 1962. Vol. 194. P. 111.
Mairy F. Le roucoulement de la tourterelle rieuse domestique, Streptopelia risoria (L.). II. Aspects causaux et semantiques de la variation de sa morphologie acoustique // Bull. Soc. Roy. Sci. Liege. 1979. T. 48. P. 378—390.
Makatsch W. Wir bestimmen die Vögel Europas. Leipzig: Neumann, 1966. 508 S.
Makatsch W. Die Eier der Vögel Europas. Leipzig: Neumann, 1974. Bd. 1. 468 S.; 1976. Bd. 2. 460 S.

Manning A. The place of genetics in the study of behaviour // Growing points in ethology / Ed. P. P. G. Bateson, R. A. Hinde. L., etc.: Cambridge Univ. Press, 1976. P. 327—343.

Manning T. H., Höhn E. O., Macpherson A. H. The birds of Banks Island // Bull. Natur. Mus. Canada. 1956. N 143. P. 1—144.

Marcisz W. J. A presumed buffleheadXhooded merganser hybrid in Illinois // Amer. Birds. 1981. Vol. 35. P. 340—341.

Marion L., Yésou P., Dubois Ph., Nicolau-Guillaumet P. Coexistence progressive de la reproduction de Larus argentatus et de Larus cachinnans sur les cotes atlantique francaises // Alauda. 1985. Vol. 53. P. 81—89.

Markus M. S. Secondary intergradation amongst bulbuls of the genus Pycnonotus in the Transvaal Province // Bull. Brit. Ornithol. Club. 1967. Vol. 87. P. 17—23.

Marler P. Bird songs and mate selections // Animal sounds and communication / Ed. W. E. Lanyon, W. N. Tavolga. AIBS publ. N 7. 1960. P. 348.

Marler P. The filtering of external stimuli during instinctive behaviour // Current problems in animal behaviour / Ed. W. H. Thorpe, O. L. Zangwill. Cambridge: Univ. Press, 1961. P. 150—166.

Marler P. On strategies of behavioral development // Function and evolution in behaviour / Ed. G. Baerends, C. Beer, A. Manning. Oxford: Clarendon Press, 1975. P. 254—275.

Marler P. Some ethological implications for neuroethology: the ontogeny of birdsong // Adv. Vertebr. Neuroethol. Proc. NATO Adv. Study Inst., Kassel, Aug. 13—24. 1981. N. Y.; L., 1983. P. 21—52.

Marsh P. Systematic list // Rep. Heysman Harbour Ring Migr. Stn. 1984 (1985). P. 1—16.

Martens J. Akustische Differenzierung verwandtschaftlicher Beziehungen in der Parus (Periparus)-Gruppe nach Untersuchungen im Nepal-Himalaya // J. Ornithol. 1975. Bd. 116. S. 369—433.

Martí F. Un hibrido Anas platyrhyncha (sic) X Anas acuta // Ardeola. 1969. Vol. 13. P. 246.

Martin R. F. Analysis of hybridization between the hirundinid genera Hirundo and Petrochelidon in Texas // Auk. 1980. Vol. 97. P. 148—159.

Martin R. F. Proximate ecology and mechanisms of intergeneric swallow hybridization (Hirundo rustica X Petrochelidon fulva) // Southwest. Natur. 1982. Vol. 27. P. 218—220.

Martin R. F., Selander R. K. Morphological and biochemical evidence of hybridization between cave and barn swallow // Condor. 1975. Vol. 77. P. 362—364.

Massey B. W. Vocal differences between American least and the European little tern // Auk. 1976. Vol. 93. P. 760—773.

Mattos H., Bürkli W. Nachweis eines freilebeden Alpenkranen-Hybriden (Pyrrhocorax pyrrhocorax X gracula) in Oberengadin // Ornithol. Beob. 1979. Bd. 76. S. 317—320.

Mattos H., Bürkli W. Erfolgreiches Mischgelege von Alpenmeise Parus montanus und Trannmeise Parus ater // Ibid. 1986. Bd. 83. S. 236.

Mattson M. E., Evans R. M. Visual imprinting and auditory-discrimination learning in young of the canvasback and semiparasitic redhead (Anatidae) // Canad. J. Zool. 1974. Vol. 52. P. 421—427.

Mauer K. Barnacle X redbreasted goose and white-fronted X barnacle goose in 1979/80 // Dutch Birding. 1980. Vol. 2. P. 53—54*.

Maursberger G. Emberiza icterica Eversmann, Emberiza melanoleuca Scopoli // Atlas der Verbreitung palaearktischer Vögel / Hrsg. E. Stresemann, L. A. Portenko. B.: Acad. Verl., 1960. Lief. 1.

Mauersberger G. Lanius collurio L., Lanius isabellinus Hemprich et Ehrenberg und Lanius cristatus L. // Atlas der Verbreitung palaearktischer Vögel / Hrsg. E. Stresemann, L. A. Portenko, G. Mauersberger. B.: Acad. Verl., 1971. Lief. 3.

Mayaud N. The races of Motacilla flava breeding in France // Ibis. 1949. Vol. 91. P. 171—172.

Mayr E. Speciation phenomena in birds // Amer. Natur. 1940. Vol. 74. P. 249—278.

Mayr E. Birds of Paradise // Amer. Mus. Natur. Hist. 1945. N 127. P. 1—13.

Mayr E. Is the great white heron a good species? // Auk. 1956. Vol. 73. P. 71—77.

Mayr E. Behavior and systematics // Behavior and evolution / Ed. A. Roe, G. A. Simpson. New Haven: Yale Univ. Press, 1958. P. 341—362.

Mayr E., Gilliard E. T. The ribbon-tailed birds of paradise (Astrapia mayeri) and its allies // Amer. Mus. Novit. 1952a. N 1551. P. 1—13.

Mayr E., Gilliard E. T. Altitudinal hybridization in New Guinea honeyeaters // Condor. 1952b. Vol. 54. P. 325—337.

Mayr E., Short L. L. Species taxa of North American birds. A contribution to comparative systematics // Publ. Nutall Ornithol. Club. 1970. N 9. P. 1—127.

Mayr E., Stresemann E. Polymorphism in the chat genus Oenanthe // Evolution. 1950. Vol. 4. P. 291—300.

Mayre M. De nouveau un Fuligule à bee cerclé Aythya collaris, sur le Léman // Nos oiseaux. 1979. Vol. 35. P. 181—183.

McCaskie G. The autumn migration. Southern Pacific coast region // Amer. Birds. 1984. Vol. 38. P. 245—248.

McEvey S. F. Natural selection does not increase positive assortative mating in hybrid populations // Ethologie 85: Abstr. XIX Intern. Ethol. Conf. Toulouse, 1985. Vol. 1. P. 4.
McGillivray W. B., Biermann G. C. Expansion of the zone of hybridisation of northern flickers in Alberta // Wilson Bull. 1987. Vol. 99. P. 690—692.
McGlauchlin D. C. Snow goose — Canada goose hybrids // Prairie Natur. 1971. Vol. 3. P. 115—166.
McIlroy M., Mrs. Possible hybridization between a clay-coloured sparrow and chipping sparrow at Ithaca // Kingbird. 1961. Vol. 11. P. 7—10.
McKinney F. The evolution of duck displays // Function and evolution in behaviour / Ed. G. Baerends, C. Beer, A. Manning. Oxford: Clarendon Press, 1975. P. 331—357.
McKinney F., Derrickson S. R., Mineau P. Forced copulation in waterfowl // Behaviour. 1983. Vol. 86. P. 250—294.
McKinney F., Stolen P. Extra-pair courtship and forced copulation among captive green-winged teal (Anas crecca carolinensis) // Anim. Behav. 1982. Vol. 30. P. 461—474.
McLandress M. R., McLandress I. Blue-phase Ross'geese and other blue-phase geese in Western North America // Auk. 1979. Vol. 96. P. 544—550.
McNutt J. W. A peregrine falcon polymorph: Observations of the reproductive behavior of Falco kreyenborgi // Condor. 1984. Vol. 86. P. 378—382.
Meanley B., Wetherbee D. K. Ecological notes on mixed populations of king rails and clapper rails in Delaware Bay marshes // Auk. 1962. Vol. 79. P. 453—457.
Mease E. Dark-yeed junco × white-throated sparrow // Amer. Bird Band. 1982. Vol. 7. P. 115.
Mees G. F. Birds from the lowlands of southern New Guinea (Merauke and Koembe) // Zool. Verh. Leiden. 1982. N 191. P. 1—188.
Meinertzhagen R. Introduction to the review of the genus Corvus // Novit. Zool. 1926. Vol. 33. P. 57—121.
Meinertzhagen R. Nicoll's birds of Egypt. L.: Hugh Rees Ltd, 1930. Vol. 1. 348 p.
Meinertzhagen R. Some relationships between African, Oriental, and Palaearctic genera and species, with review of the genus Monticola // Ibis. 1951. Vol. 93. P. 443—459.
Meinertzhagen R. Birds of Arabia. Edinburgh; L.: Oliver and Boyd, 1954. 624 p.
Meise W. Die Verbreitung der Aaskrahe, Formenkreis Corvus corone L. // J. Ornithol. 1928. Bd. 76. S. 1—203.
Meise W. Zur Systematik und Verbreitungsgeschichte der Haus- und Weidensperlinge, Passer domesticus (L.) und hispaniolensis (T.) // Ibid. 1936. Bd. 84. S. 631—672.
Meise W. Hampes Mischzucht von Haus- und Feldsperling, Passer domesticus (L.) × Passer montanus (L.) // Bonn. Zool. Beitr. 1951. Bd. 2. S. 85—98.
Meise W. Natürliche Bastardpopulationen und Speziationprobleme bei Vögeln // Abh. und Verh. Naturwiss. Ver. Hamburg. 1975. (NF). Bd. 18/19. S. 187—254.
Mendall H. L. Intergradation of eastern american common eiders // Canad. Field-Natur. 1980. Vol. 94. P. 286—292.
Mengel R. A second probable hybrid between the scarlet and western tanager // Wilson Bull. 1963. Vol. 75. P. 201—203.
Menzdorf A. Zur Kenntnis des Sozialverhaltens und der Lautäusserungen einiger Feldhuhnarten (Phasianidae, Perdicinae: Alectoris spp.) // Vogelwelt. 1984. Bd. 105. S. 9—21.
Menzel H. Die Mehlschwalbe. Wittenberg; Lutherstadt: Ziemsen, 1984. 160 S. (Neue Brehm—Bücherei; N 548).
Merilees W. J. A glaucos-winged gull mated to a herring gull on Okanagan Lake, British Columbia // Canad. Field-Natur. 1974. Vol. 88. P. 485—486.
Metzmacher M. La distribution des moineaux, Passer, en Algerie: observations complementaires // Gerfaut. 1986. Vol. 76. P. 131—138.
Mickel T. Mystery warbler // Oregon Birds. 1985. Vol. 11. P. 84—85.
Miller A. H. Speciation in avian genus Junco // Univ. Cal. Publ. Zool. 1941. Vol. 44. P. 173—434.
Miller A. H. A new race of brown-headed chikadee from northern Washington // Occas. Pap. Mus. Zool. Louisiana State Univ. 1943. N 14. P. 261—263.
Miller E. H. An approach to the analysis of graded vocalizations of birds // Behav. and Neural. Biol. 1979. Vol. 27. P. 25—38.
Miller E. H., Baker A. J. Displays of the magellanic oystercatcher (Haematopus leucopodus) // Wilson Bull. 1980. Vol. 92. P. 149—168.
Milne B. S. Variation in a populition of yellow wagtails // Brit. Birds. 1959. Vol. 52. P. 281.
Milstein P. le S. The evolutionary significance of wild hybridization in South African Highveld ducks // Ostrich. Suppl. 1979. N 13. P. 1—48.
Milstein P., Osterhoff D. R. Bloodtest identity hybrid wild duck new to science // Bokmakierie. 1975. Vol. 27. P. 70—71.
Mishima T. An example of Parus varius × P. atricapillus and a pale phase of Emberiza spodocephala // Misc. Rep. Yamashina Inst. Ornithol. Zool. 1968. Vol. 5. P. 676—678.

Misra K. K., Short L. L. A biometric analysis of oriole hybridization // Condor. 1974. Vol. 76. P. 137—146.
Mock D. W. Communication strategies of great blue herons and great egrets // Behaviour. 1980. Vol. 72. P. 156—170.
Molau U. Grasiskkomplexet i Sverige // Vår Fågelvärld. 1985. Bd. 44. S. 5—20.
Montagna W. The sharp-tailed sparrows of Atlantic coast // Wilson Bull. 1942. Vol. 54. P. 107—120.
Montgomerie R. D., Cartar R. V., McLaughlin R. L., Lyon B. Birds of Saropa lake, Mellville Peninsula, Northwest territories: breeding phenologie, densities and biogeography // Arctic. 1983. Vol. 36. P. 65—75.
Moore D. R., Piotrowski S. H. Hybrid coot × moorhen resembling American coot in Suffolk // Brit. Birds. 1983. Vol. 76. P. 407—409.
Moore W. S. Random mating in the northern flicker hybrid zone: implication for the evolution of bright and contrasting plumage patterns in birds // Evolution. 1987. Vol. 41. P. 539—546.
Moore W. S., Buchanan D. B. Stability of the northern flicker hybrid zone in historical times: implications for adaptive speciation theory // Ibid. 1985. Vol. 39. P. 135—151.
Moore W. S., Koenig W. D. Comparative reproductive success of yellow-shafted, red-shafted and hybrid flickers across a hybrid zone // Auk. 1986. Vol. 103. P. 42—51.
Morgan R. P. (II), Meritt D. W., Block S. B., Cole M. A., Sulkin S. T., Lee F. B., Henny C. J. Inheritance patterns of enzymes and serum proteins of mallard-black duck hybrids // Biochem. Syst. and Ecol. 1984. Vol. 12. P. 119—123.
Morgan R. P. (II), Meritt D. W., Block S. B., Sulkin S. T. Frequency of mallard-black duck hybrids along the Atlantic coast determined by electrophoresis and plumage analysis // Ibid. 1984. Vol. 12. P. 125—128.
Morgan R. P., Noe L. A., Henny Ch. J. Biochemical identification of the mallard, Anas platyrhynchos and black duck, A. rubripes // Comp. Biochem. and Physiol. 1976. Vol. 53B. P. 499—503.
Morris D. The feather postures of birds and the problem of the origin of social signals // Behaviour. 1956. Vol. 9. P. 75—113.
Morrison M. L., Hardy J. W. Hybridization between hermit and Townsend's warblers // Murrelet. 1983. Vol. 64. P. 65—72.
Morton L. M., Mewaldt L. R. Further evidence of hybridization between Zonotrichia atricapilla and Zonotrichia leucophris // Condor. 1960. Vol. 62. P. 485—486.
Moynihan M. Hostile and sexual behaviour patterns of South American and Pacific Laridae // Behaviour. 1962. Suppl. 8. P. 1—365.
Moynihan M. Control, suppression, decay, dissappearance and replacement of displays // J. Theor. Biol. 1970. Vol. 29. P. 85—112.
Muller Y. Un couple mixte de gobemouches noir et la collier (Ficedula hypoleuca — F. albicollis) nicheur dans les Vosges du nord // Ciconia. 1985. Vol. 9. P. 105—113.
Munteanu D. Note sistematice asupra cîtorva specii din avifauna României // Lucr. Sta. cerc. biol. ged. geogr. Stejarul. Biol. 1971. Vol. 4. P. 455—463.
Murray B. G. (Jr.).The relationships of sparrows in the genera Ammodramus, Passerherbulus, and Ammospiza with a description of a hybrid LeConte's × sharp-tailed sparrow // Auk. 1968. Vol. 85. P. 586—593.
Murray B. G., Gill F. B. Behavioral interactions of blue-winged and golden-winged warblers // Wilson Bull. 1976. Vol. 88. P. 231—254.
Murray J. B. Escaped american red-tailed hawk nesting with buzzard in Midlothian // Scot. Birds. 1970. Vol. 6. P. 34—37.
Myrbach H. Ein Bastard Mehlschwalbe und Uferschwalbe // Monticola. 1975. Bd. 4. S. 10—11.
Nadler T. Hybridization of rock pigeon (Columba livia) and eastern rock pigeon (Columba rupestris) in Mongolia and comparative ecological investigations // Abstr. XVIII Congr. Intern. Ornithol. Moscow: Nauka, 1982. P. 256.
Nadler T., Ansorge H. Verbreitung und Hybridisation von Felsentauben (Columba livia Gmelin) und Klippentauben (Columba rupestris Pallas) in der Mongolei // Mitt. Zool. Mus. Berlin. 1982. Bd. 58. S. 141—153.
Nadler T., Gebauer A. Zur Hybridisation von Felsentauben (Columba livia Gmelin) und Klippentauben (Columba rupestris Pallas) und vergleichende Untersuchungen ihres Verhaltens // Mitt. Zool. Mus. Berlin. Suppl. 1985. Bd. 61. S. 93—106.
Naik R. M., Mistry L. Breeding season in a tropical population of the house sparrow // J. Bombay Natur. Hist. Soc. 1978 (1980). Vol. 75. Suppl. P. 1118—1142.
Napier R. B. Erect-crested and rockhopper penguins interbreeding in the Falkland Island // Brit. Antarct. Surv. Biol. 1986. N 16. P. 71—72.
Nelson D. A. A mallard × mottled duck hybrid // Wilson Bull. 1980. Vol. 92. P. 527—529.

Nelson H. K. Hybridization of Canada geese and blue geese in the wild // Auk. 1952. Vol. 69. P. 425—428.
Nelson K. The temporal pattern of courtship behaviour in the glandulocaudine fishes (Ostariophysi, Characidae) // Behaviour. 1964. Vol. 24. P. 90—116.
Newfield N. L. Records of Allen's hummingbird in Louisiana and possible rufous×Allen's hummingbird hybrids // Condor. 1983. Vol. 85. P. 253—254.
Neithammer G. Das Mischgebiet zwischen Passer d. domesticus und P. d. italiae in Süd-Tirol // J. Ornithol. 1958. Bd. 99. S. 431—437.
Nishida S. Wintering life of cranes in Kagoshima and Yamaguchi prefectures, Japan // Crane research around the world / Ed. J. C. Lewis, H. Masatomi. Baraboo (Wis.), 1981. P. 52—60.
Norman D. Possible hybrid chiffchaff/willow warbler // Cheshire Bird Rep., 1984. 1985. P. 89.
Norman F. D. The duck of Macquarie Island // Austral. Natur. Antarct. Res. Exp. Anare Res. Not. 1987. N 42. P. 1—22.
Nørrevang A. Double invasion and character displacement // Vid. medd. Dan. naturhist. foren. 1959. Vol. 121. P. 171—180.
Norris R. A. Comparative biosystematics and life history of the nuthatch Sitta pygmaea and Sitta pusilla // Univ. Cal. Publ. Zool. 1958. Vol. 56. P. 119—300.
Nothdurft W. Sommerkommen schwarzgrauer Aaskrähen Corvus corone in Oberschwaben von 1968 bis 1971 // Anz. ornithol. Ges. Bayern. 1976. Bd. 15. S. 65—68.
Novaes F. C. Variacao geografica e o problema da espécie nas abes do grupo Ramphocelus carbo // Bol. Mus. paraense E. Goeldi. Zool. 1959. N 22. P. 1—63.
Novaes F. C. A estructura da especie nos periquitos do genero Pionites Heine (Psittacidae, Aves) // Ibid. 1981. N 106. 21 p. P. 1—21.
Nuecherlein G. L. Courtship behaviour and reproductive isolation between western grebe color morphs // Auk. 1981. Vol. 98. P. 335—349.
Nyholm P. F. En förmodad hybrid mellan grasparv (Passer domesticus) och pilfink (Passer montanus) // Vår Fågelvärld. 1966. Bd. 25. S. 274.
Nyström B., Nystrom H. Biotopval och häcking hos grasiskoz Carduelis flammea och Snösiskor C. hormemanni i Ammarnäsomtrade, södra Lappland // Ibid. 1987. Bd. 46. S. 119—128.
Oeser R. Zum Auftreten gramer Kränen im erzgebirgischen Brutgebiet der Rabenkrase, Corvus corone corone // Beitr. Vogelkunde. 1986. Bd. 32. S. 108—112.
Ojanen M., Orel M., Väisänen R. A. Significance of variation in egg traits in birds, with special reference to passerines // Acta Univ. ouluen. 1983. A. N 154. P. 1—161.
Oliphant L. Canada, west // Eyas. 1985. Vol. 8. P. 16.
Olivier G. Monographie des Pies-Grieches du genre Lanius. Rouen, 1944. 326 p.
Olsen P. D., Olsen J. A natural hybridization of the brown goshawk Accipiter fasciatus and grey goshawk A. novaehollandiae in Australia, and a comparison of two species // Emu. 1985. Vol. 85. P. 250—257.
Olson S. L. Interaction between the two subspecies groups of the seed-finch Sporophila angolensis in the Magdalena valley, Columbia // Auk. 1981. Vol. 98. P. 379—381.
Olson S. L. A hybrid between the orioles Icterus chrysater and I. mesomelas // Ibid. 1983. Vol. 100. P. 733—735.
Ordal J. M. Effect of sympatry on meadowlark vocalizations // Condor. 1976. Vol. 78. P. 100—101.
Orlando C. Ibrido fra fringuello e peppola (Fringilla coelebs × F. montifringilla) // Riv. ital. ornitol. 1958. Vol. 28. P. 124—138.
Palmer R. S. King eider studies // Brit. Birds. 1977. Vol. 70. P. 107—113.
Palmer S., Boswall J. The Peterson field guide series, N 5011 (диск).
Paludan K. Contribution to the ornithology of Iran. Danish scientific investigations of Iran. Pt 2. Copenhagen: Munsgaard, 1940. P. 11—54.
Paludan K. On the birds of Afganistan // Vid. medd. Dan. naturhist. foren. 1959. Vol. 122. P. 1—332.
Panow E. N. Die Steinschmätzer der nördlichen Paläarktis. Wittenberg; Lutherstadt: Ziemsen, 1974. 128 S. (Neue Brehm-Bücherei; N 482).
Panow E. N. Divergenz und Hybridisation in der Gruppe der Elster-Steinschmätzer (Oenanthe picata) // Mitt. Zool. Mus. Berlin. 1980. Bd. 56. Suppl.: Ann. Ornithol. 4. S. 3—23.
Panow E. N. Die Würger der Paläarktis. Wittenberg; Lutherstadt: Ziemsen, 1983. 196 S. (Neue Brehm-Bücherei, N 557).
Papadopol A. Date ecologice noi asupra speciei Passer hispaniolensis Temm. in R. S. Romania: si asupra unui caz de hibridare cu Passer domesticus L. // An. Univ. Bucureşti. Ser. şti. natur. Biol. 1966. Vol. 15. P. 137—146.
Parker S. A. A new sandpiper of the genus Calidris // S. Austral. Natur. 1982. Vol. 56. P. 63.
Parkes K. C. The genetics of the golden-winged × blue-winged warbler complex // Wilson Bull. 1951. Vol. 63. P. 5—15.
Parkes K. C. Character displacement in some Philippine cuckoos // Living bird. 1955. Vol. 4. P. 89—98.

Parkes K. C. Intergeneric hybrids in the family Pipridae // Condor. 1961. Vol. 63. P. 345—350.
Parkes K. C. Still another parulid intergeneric hybrid (Mniotilta × Dendroica) and its taxonomic and evolutionary implications // Auk. 1978. Vol. 95. P. 682—690.
Parkes K. C. An apparent hybrid black-billed × yellow-billed cuckoo // Wilson Bull. 1984. Vol. 96. P. 294—296.
Paton D. Communication by agonistic displays: II. Perceived information and the definition of agonistic display // Behaviour. 1986. Vol. 99. P. 157—175.
Paton D., Caryl P. G. Communication by agonistic display. I. Variation in information content between samples // Ibid. 1986. Vol. 98. P. 213—239.
Patten S., Weisbrod A. R. (Jr.). Sympatry and interbreeding of herring and glaucous-winged gulls in southeastern Alaska // Condor. 1974. Vol. 76. P. 343—344.
Patti S. T., Myers M. L. A probable mourning × MacGillivray's warbler hybrid // Wilson Bull. 1976. Vol. 88. P. 490—491.
Payne R. B. Two apparent hybrid Zonotrichia sparrow // Auk. 1979. Vol. 96. P. 595—599.
Payne R. B. Behavior and song of hybrid parasitic finches // Ibid. 1980. Vol. 97. P. 118—134.
Payne R. B. Song learning and social interaction in indigo buntings // Anim. Behav. 1981. Vol. 29. P. 688—697.
Payne R. B. Behavior, mimetic song and song dialects and relationships of the parasitic indigo birds (Vidua) of Africa // Ornithol. Monogr. 1984. № 11. P. 1—333.
Payne R. B., Groschupf K. D. Sexual selection and interspecific competition: a field experiment on territorial behaviour of nonparental finches (Vidua spp.) // Auk. 1984. Vol. 101. P. 140—145.
Payne R. B., Master L. L. Breeding of mixed pair of white-shielded and red-shielded American coots in Michigan // Wilson Bull. 1983. Vol. 95. P. 467—469.
Pearson D. J. A blacksmit/spur-winged plover Vanellus armatus × V. spinosus hybrid // Scopus. 1983. Vol. 7. P. 93—94.
Perrins Ch. The «lesser scaup» problem // Brit. Birds. 1961. Vol. 54. P. 49—54.
Peters J. L. Check-list of birds of the world. Cambridge (Mass.): Mus. Comp. Zool. Vol. 1. 1931. 345 p.; Vol. 5. 1945. 306 p.; Vol. 15. 1962. 315 p.; Vol. 14. 1968. 433 p.
Petit C. Isolement sexuel et dérive génétique // Ann. génét. 1966. T. 9. P. 160—168.
Petit P. Presence et nidification d'un Sterne voyagense (Sterna bengalensis) dans une colonie de Sterne caugek (Sterna sandvicensis) sur le Banc d'Arguin (France) // Ardea. 1976. T. 64. P. 81—82.
Petrinovich L., Patterson Th., Peeke H. V. S. Reproductive condition and the response of white-crowned sparrows (Zonotrichia leucophris nuttalli) to song // Science. 1976. Vol. 191. P. 206—207.
Petrov O., Dragoev P., Georgiev Z. On the subspecies appartence of the rock partridge in the Eastern Rhodope // Gorskostop: Nauka, 1969. Vol. 5. P. 91—106.
Pettingill O. S. (Jr.). King eiders mated with common eiders in Iceland / Wilson Bull. 1959. Vol. 71. P. 205—207.
Pettingill O. S. (Jr.). A hybrid between a king eider and common eider observed in Iceland // Ibid. 1962. Vol. 74. P. 100.
Picozzi N. Hybridization of carrion and hooded crows Corvus c. corone and Corvus c. cornix, in northeastern Scotland // Ibis. 1976. Vol. 118. P. 254—257.
Piechocki R., Bolod A. Beiträge zur Avifauna der Mongolei. Teil II. Passeriformes // Mitt. Zool. Mus. Berlin. 1972. Bd. 48. S. 41—175.
Piechocki R., Stubbe M., Uhlenhaut K., Sumjaa D. Beiträge sur Avifauna der Mongolei. Teil. IV. Passeriformes // Mitt. Zool. Mus. Berlin. 1982. Bd. 58. Suppl.: Ann. Ornithol. 6. S. 3—53.
Pierce R. J. Plumage morphology and hybridization of New Zealand stilts Himantopus spp. // Notornis. 1984. Vol. 31. P. 106—130.
Pietz P. J. Long call displays of sympatric south polar and brown skuas // Condor. 1985. Vol. 87. P. 316—326.
Pihl S. Pairing between chaffinch and brambling // Feltornithol. 1978. Vol. 20. P. 42 *.
Phillips A. R. Reviews // Condor. 1966. Vol. 83. P. 321—326.
Phillips A., Marshall J., Monson G. The birds of Arizona. Tucson: Univ. Arizona Press, 1964. 212 p.
Phillips A. R., Short L. L. A probable intrageneric hybrid pewee (Tyrannidae: Contopus) from Mexico // Bull. Brit. Ornithol. Club. 1968. Vol. 88. P. 90—93.
Platz F. «Zeremonielles Füttern» bei der Kolbenente Netta rufina // J. Ornithol. 1956. Bd. 105. S. 190—196.
Pleske Th. Beschreibung einiger Vogelbastard // Mem. Acad. sci. St.-Petersburg. Ser. 7. 1887. T. 35. N 5. S. 1—8.
Pleszczynska W. Interspecific and intraspecific song discrimination by Zonotrichia albicollis and Z. leucophrys // Canad. J. Zool. 1980. Vol. 58. P. 1433—1438.
Pocock T. N. Notes on some abnormal ducks // Ostrich. 1973. Vol. 44. P. 263—265.

Pointe G. L., Bedard J. Seasonal and individual variability of behaviour rates in male savannah sparrows // Biol. Behav. 1984. Vol. 9. P. 343—356.
Portenko L. A., von Vietingoff-Scheel E. Oenanthe hispanica (Linnaeus) und Oenanthe pleschanka (Lepechin) // Atlas der Verbreitung palaearktischer Vögel / Hrsg. E. Stresemann, L. A. Portenko, G. Mauersberger. B.: Acad. Verl. 1967. Lief. 2.
Potvliege R. L'ancienne capture liegeoise de Parus «pleskei» // Gerfaut. 1979. T. 69. P. 275—277.
Prevett J. P., Johnson F. C. Continued eastern expansion of breeding range of Ross' goose // Condor. 1977. Vol. 79. P. 121—123.
Prevett J. P., MacInnes C. D. Observations of wild hybrids between Canada and blue goose // Ibid. 1973. Vol. 75. P. 124—125.
Price T. D. Sexual selection on body size, territory and plumage variables in a population of Darwin's finches // Evolution. 1984. Vol. 38. P. 327—341.
Prigogine A. Relations entre les gobe-mauches de paradis Terpsiphone rufiventer ignea et Terpsiphone bedfordi et status de ce dernier // Gerfaut. 1976. T. 66. P. 171—205.
Prigogine A. Le statut du lariot de perciva1 Oriolus percivali et son hybridation avec Oriolus larvatus dans L'est Africain // Ibid. 1978. T. 68. P. 253—320.
Prigogine A. Hybridation entre les barbions Pogonilius bilineatus et Pogonilius leucolaima au Rwanda et au Burundi // Ibid. 1980a. T. 71. S. 537—573.
Prigogine A. Etude de quelques contact secondaries au Zaire oriental // Ibid. 1980b. T. 70. P. 305—384.
Prigogine A. Speciation problems in birds with special reference to the Afrotropical Region // Mitt. Zool. Mus. Berlin. 1984. Bd. 60. Suppl. S. 3—27.
Prigogine A. Recently recognized bird species in the Afrotropical region — a critical review // Proc. Intern. Symp. African Vertebr. / Ev. K.-L. Schuchmann. Bonn, 1985. P. 91—114.
Prigogine A. Hybridization between the megasubspecies cailliautii and permista of the green-backed woodpecker, Campethera cailliautii // Gerfaut. 1987. T. 77. P. 187—204.
Prigogine A., Louette M. Contacts secondaires entre les taxons appartenant à la super-espèce Dendrocopos goertae // Ibid. 1983. T. 73. P. 9—83.
Procter-Gray E., Holmes R. T. Adaptive significance of delayed attainment of plumage in male american redstarts: tests of two hypotheses // Evolution. 1981. Vol. 35. P. 742—751.
Pruter J., Fleet D. M. Farbabweichungen bei Buch- und Bergfinken Beobachtungen an einem Wildfang-Hybriden auf der Insel Helgoland // Gefiederte Welt. 1984. Bd. 108. S. 109—110.
Pulliainen E. Food selection in the tetraonid hybrids Lyrurus tetrix×Tetrao urogallus, Lyrurus tetrix×Lagopus lagopus, Tetrao urogallus×Lagopus lagopus // Ornis. fenn. 1982. Vol. 54. P. 170.
Purton A. C. Ethological categories of behaviour and some consequences of their conflation // Anim. Behav. 1978. Vol. 26. P. 653—670.
Raitasuo K. Amerikan tavin (Anas crecca carolinensis) ja sinisorsan (Anas p. platyrhynchos) seka-avioliitto // Ornis fenn. 1964. Vol. 41. P. 56—59.
Raitt R. J. Relationships between black-eared and plain-eared formes of bushtits (Psaltiparus) // Auk. 1967. Vol. 84. P. 503—528.
Ramo C., Busto B. Hybridization between the scarlet ibis (Eudocimus ruber) and the white ibis (Eudocimus albus) in Venezuella // Colon. Waterbirds. 1987. Vol. 10. P. 111—114.
Rand A. L., Fleming R. L. Birds from Nepal // Fieldiana Zool. 1957. Vol. 41. P. 1—218.
Rasmussen P. C. Reevaluation of cheek patterns of juvenal-plumaged blue-eyed and king shags // Condor. 1986. Vol. 88. P. 393—395.
Ratcliffe L., Grant P. Species recognition in Darwin's finches (Geospiza Gould). I. Discrimination by morpological cue. II. Geographic variation in mate preference // Anim. Behav. 1983a, b. Vol. 31. P. 1139—1153, 1154—1165.
Ratti J. T. Reproductive separation and isolating mechanisms between symratric dark- and light-phase western grebes // Auk. 1979. Vol. 96. P. 573—586.
Ratti J. T. Selected avian systematic problems in the Northwest: The 1983 A. O. U. check-list // Northwest. Sci. 1984. Vol. 58. P. 237—242.
Ratti J. T., McCabe T. R., Smith L. M. Morphological divergence between western grebe colour morphs // J. Field Ornithol. 1983. Vol. 54. P. 424—426.
Reichholf F. Verdrange der Fasan Phasianus colchicus das Birkhuhn Tetrao tetrix // Anz. ornithol. Ges. Bayern. 1982. Bd. 21. S. 2—20.
Remington C. L. Suture-zones of hybrid interaction between recently joined biotops // Evolutionary Biology / Ed. T. Dobzhansky, M. K. Hecht, W. C. Steere. N. Y.: Appleton—Century—Crofts, 1968. Vol. 2. P. 279—340.
Rice J. C. Behavioral interactions of interspecifically territorial vireos. 1. Song discrimination and natural interactions // Anim. Behav. 1978. Vol. 26. P. 527—549.
Richardson R. A. Hybrid tree×house sparrow in Norfolk // Brit. Birds. 1957. Vol. 50. P. 80.
Ripley S. D. The thrushes // Postilla. Yale Peabody Mus. Natur. Hist. 1952. N 13. P. 1—48.
Ripley S. D. Character displacement in indian nuthatches (Sitta) // Ibid. 1959. N 42. P. 1—11.

Ripley S. D. Genus Monticola Boie // Check-list of birds of the World. Cambridge (Mass.): Mus. Compar. Zool. 1964. Vol. 10. P. 135—140.
Ripley S. D. Possible interspecific hybrids between Columba livia and C. rupestris // J. Bombay Natur. Hist. Soc. 1981. Vol. 78. P. 599—600.
Rising J. D. A multivariate assessment of interbreeding between the chickadees, Parus atricapillus and P. carolinensis // Syst. Zool. 1968. Vol. 17. P. 160—169.
Rising J. D. The Great Plains hybrid zones // Current ornithology. N. Y.; L., 1983a. Vol. 1. P. 131—157.
Rising J. D. The progress of oriole hybridization in Kansas // Auk. 1983b. Vol. 100. P. 885—897.
Rising J. D., Schueller F. W. Identification and status of wood pewees (Contopus) from the Great Plains: What are sibling species? // Condor. 1980. Vol. 82. P. 301—308.
Robbins Ch. S. Probable interbreeding of common and roseate terns // Brit. Birds. 1974. Vol. 67. P. 24—28.
Robbins M. B., Braun M. J., Tobey E. A. Morphological and vocal variation across a contact zone between the chickadees Parus atricapillus and P. carolinensis // Auk. 1986. Vol. 103. P. 655—666.
Robert J.-C., Toulon D. Notes sur le comportement d'un courle mixte de rongequenes (Phoenicurus ochruros et Phoenicurus phoenicurus) // Aves. 1984. Vol. 21. P. 105—108.
Robertson F. W. A test of sexual isolation in Drosophila // Genet. Res. 1966. Vol. 8. P. 181—187.
Robertson I., Fraker M. Apparent hybridization between a common loon and an Arctic loon // Canad. Field-Natur. 1974. Vol. 88. P. 367.
Rogan J. The hybridization of eastern and the crimson rosellas // Austral. Bird Watcher. 1966. Vol. 2. P. 19.
Rohwer S. A. A multivariate assessment of interbreeding between the meadowlarks, Sturnella // Syst. Zool. 1972. Vol. 21. P. 313—338.
Rohwer S. A. Significanse of sympatry to behaviour and evolution of Great Plains meadowlarks // Evolution. 1973. Vol. 27. P. 44—57.
Rohwer S. Specific distinctiveness and adaptive differences in southwestern meadowlarks // Occas. Pap. Mus. Natur. Hist. Univ. Kans. 1976. N 54. P. 1—13.
Rohwer S. Passerine subadult plumage and the deceptive acquisition of resources: test of a critical assumption // Condor. 1978. Vol. 80. P. 173—179.
Romanowski E. Der Gesang von Sumpf- und Weidenmeise (Parus palustris und Parus montanus) — reaktionsauslösende Parameter // Vogelwarte. 1979. Bd. 30. S. 48—65.
Rooke K. B. A probable hybrid great black-backed gull×herring gull in Devon // Brit. Birds. 1961. Vol. 54. P. 161—163.
Rosche J.-C. Guide sonore des oiseaux d'Europe. Magreb, Europe-sud, 1970 (диск).
Rounds R. C., Munro H. L. A review of hybridization between Sialia sialis and S. currucoideas // Wilson Bull. 1982. Vol. 94. P. 219—223.
Rowell T. E., Olson K. A. Alternative mechanisms of social organization in monkeys // Behaviour. 1983. Vol. 86. P. 31—54.
Rowley J., Chapman G. Cross-fostering, imprinting and learning in two sympatric species of cockatoo // Ibid. 1986. Vol. 96. P. 1—16.
Rucner D. Prilog poznavanju porodice Anatidae nadenih u Jugoslaviji // Larus. 1961. Sv. 15. S. 183—197.
Rucner D. Novi nalazi pticjih hibrida u Hrvatskoj // Ibid. 1970. Sv. 24. S. 168—170.
Ruge K. Die Lautäusserungen des Blutspecht, Dendrocopus syriacus // J. Ornithol. 1970. Bd. 111. S. 412—419.
Ruprecht A. L. A hybrid house sparrow×tree sparrow // Bull. Brit. Ornithol. Club. 1967. Vol. 87. P. 78—81.
Russel R. P. First record of a hooded merganser — wood duck hybrid in the wild // Loon. 1978. Vol. 10. P. 608—610.
Ryttman H., Tegelström H., Jansson H. Genetiska undersökningar af artsambahdet mellan gratzut Larus argentatus och silltrup Larus fuscus // Vår Fågelvärld. 1981. Bd. 40. S. 239—248.
Saccarão G. F. O problema do isolamento reproductor de Passer hispaniolensis (Temminck) em Portugal // Cyanopica. 1986. Vol. 3. P. 729—741.
Sage B. L. Hybrid ducks in New Zealand // Bull. Brit. Ornithol. Club. 1958. Vol. 78. P. 108—113.
Sage B. L. Notes on some pintail×teal hybrids // Ibid. 1960. Vol. 80. P. 80—86.
Sage B. L. An immature male tufted duck×pochard hybrid // Brit. Birds. 1961. Vol. 54. P. 399—402.
Sage B. L. Notes of some ferruginous white-eye×tufted duck hybrids // Bull. Brit. Ornithol. Club. 1962. Vol. 82. P. 55—60.
Salomonsen F. Bemerkungen über die Verbreitung der Carduelis linaria Gruppe und ihre Variationen // Vid. Medd. Dansk. naturhist. Foren. 1928. Bd. 86. S. 123—203.
Salomonsen F. The birds of Greenland. Copenhagen: Ejnar Munksgaard, 1951. Part 3. 608 p.

Salomonsen F. Notes on flowepeckers (Aves, Dicaeidae). 6. The superspecies Pardalotus striatus // Amer. Mus. Novit. 1961. N 2068. P. 1—31.
Sammalisto L. Variation in the selective advantage of hybrids in the Finnish population of Motacilla flava L. // Ann. zool. fenn. 1968. Vol. 5. P. 196—206.
Sarudny N. Verzeichnis der Vögel Persiens // J. Ornithol. 1911. Bd. 59. S. 398—421.
Sasvari L. Different responsiveness of Indian and European great tit (Parus major mahrattarum, P. m. major) to acoustic stimuli // Ibid. 1980. Bd. 121. S. 391—396.
Schaffner F. C. A sandvich tern in California // Western Birds. 1981. Vol. 12. P. 181—182.
Scharringa C. J. G., Osieck E. R. Zeldzame vogels in Nederland in 1979 // Limosa. 1981. Vol. 54. P. 17—28.
Scheich H., Bock W., Bonke D., Langer G., Maier V. Acoustic communication in the guinea fowl (Numida meleagris) // Adv. Vertebr. Neuroethol. Proc. NATO Adv. Study Inst. Kassel 13—24 Aug., 1981. N. Y.; L., 1983. P. 731—782.
Scheider F. G. Hooded merganser×common goldeneye hybrid in Fulton, Oswego County // Kingbird. 1966. Vol. 16. P. 149—150.
Scherer S., Hilsberg T. Hybridisierung und Verwandtschaftsgrade innerhalb der Anatidae — eine systematische und evolutionstheoretische Betrachtung // J. Ornithol. 1982. Bd. 123. S. 357—380.
Schifferli L., Schifferli A. Die Verbreitung des Hussperlings, Passer domesticus und des Italiensperlings, Passer domesticus italiae im Tessin und im Misox // Ornithol. Beob. 1980. Bd. 77. S. 21—26.
Schifter H. Systematic and distribution of mousebird (Coliidae) // Proc. Intern. Symp. African Vertebr. / Ed. K. -L. Schuchmann. Bonn, 1985. P. 325—347.
Schitkow I. Über eine Bastardform zwischen Glareola pratincola L. und Glareola melanoptera Nordm. // Zool. Anz. 1897. Jg. 20, N 529. S. 132—133.
Schleidt W. M. How „fixed" is the fixed action pattern? // Ztschr. Tierpsychol. 1974. Bd. 36. S. 184—211.
Schleidt W. M., Yakalis G., Donnelly M., McGarry J. A proposal for a standart ethogram, exemplified by an ethogram of a blue-brested quail (Coturnix chinensis) // Ibid. 1984. Bd. 64. S. 193—220.
Schlyter F. Blandpar av svat och grå Kråka vid Sandhammaren 1977 // Anser. 1978. Vol. 17. P. 49—50.
Schmidt E. Mediterran hantmadár-fajok Karpat — medencei elöfordulasainak jelentöséga // Aquila. 1968. Vol. 75. P. 79—91.
Schmidt E., Farkas T. Der Steinrötel. Wittenberg; Lutherstadt: Ziemsen, 1974. 94 S. (Neue Brehm-Bücherei; N 478).
Schneider P. A. Mischbrut zwischen Berglaubsänger — ♂ (Phylloscopus bonelli) und Waldlaubsänger — ♀ (Phylloscopus sibilatrix) // J. Ornithol. 1969. Bd. 110. S. 101—102.
Schnurre O. Mischehe zwischen Bergfink und Buchfink // Beitr. Vogelkunde. 1955. Bd. 4. S. 176.
Schulenberg T. S. An intergeneric hybrid conebill (Conirostrum×Oreomanes) from Peru // Ornithol. Monogr. 1985. N 36. P. 390—395.
Schwarz M. Über einen vermutlichen Bastard zwischen Moor- und Reiherente // Ornithol. Beob. 1961. B. 58. S. 93—96.
Scott D. M., Ankney C. D., Jarosch C. H. Sapsucker hybridization in British Columbia: changes in 25 years // Condor. 1976. Vol. 78. P. 253—257.
Scott J. M. Interbreeding of the glaucous-winged gull and western gull in the Pacific Northwest // Cal. Birds. 1971. Vol. 2. P. 129—133.
Scott N. J. (Jr.), *Reynolds R. P.* Phenotypic variation of the Mexican duck (Anas platyrhynchos diazi) in Mexico // Condor. 1984. Vol. 86. P. 266—274.
Sealy S. G. Apparent hybridization between snow bunting and McKay's bunting on St. Lawrence Island, Alaska // Auk. 1969. Vol. 86. P. 350—351.
Sedgwick L. E. Black-and-white wren on Peron peninsula // W. Austral. Natur. 1967. Vol. 10. P. 122.
Seibt E. Zum Vorkommen von Recklwild, Tetrao urogallus L.×Lyrurus tetrix (L), im Thüringen Wald // Thüring. ornithol. Mitt. 1978. N 24. S. 5—7.
Selander R. K., Giller D. K. Analysis of sympatry of great-tailed and boat-tailed gracles // Condor. 1961. Vol. 63. P. 29—86.
Selander R. K., Giller D. K. Species limits in the woodpecker genus Centurus (Aves) // Bull. Amer. Mus. Natur. Hist. 1963. Vol. 124. P. 217—273.
Serventy D. L. Some speciation problems in Australian birds // Emu. 1953. Vol. 53. P. 131—145.
Sewertzow N. Ein Bastard von Anas crecca mit A. boschas // Bull. Soc. Natur. Moscou. 1883. Bd. 58. S. 352—366.
Sharland M. The lure of wood-swallows // Austral. Bird Watcher. 1972. Vol. 4. P. 213—219.
Sharpe R. S., Johnsgard P. A. Inheritance of behavioral characters in F_2 mallard×pintail (Anas platyrhynchos L.×Anas acuta L.) hybrids // Behaviour. 1966. Vol. 27. P. 259—272.

Shaughnessy P. D. The genetic of plumage phase dimorphism of the south giant petrel Macronectes giganteus // Heredity. 1970. Vol. 25. P. 501—506.
Sherrod L. The role of sibling association in the formation of social and sexual companion preference in ducks (Anas platyrhyncohos): an investigation of the „primacy versus recency" question // Ztschr. Tierpsychol. 1974. Bd. 34. S. 247—264.
Shields G. D. Comparative avian cytogenetics: a review // Condor. 1982. Vol. 84. P. 45—58.
Shiovitz K. A. The process of species-specific song recognition by the indigo bunting, Passerina cyanea, and its relation to the organization of avian acoustic behavior // Behaviour. 1975. Vol. 55. P. 128—179.
Short L. L. Hybridization in the wood warblers Vermivora pinus and V. chrysoptera // Proc. XIII Intern. Ornithol. Congr. Ithaca, 1963. P. 147—160.
Short L. L. (Jr.). Extra helpers leeding young of blue-winger and golden-winged warblers // Auk. 1964. Vol. 81. P. 428—430.
Short L. L. Hybridization in the flickers (Colaptes) in north America // Bull. Amer. Mus. Natur. Hist. 1965. Vol. 129. P. 307—428.
Short L. L. Taxonomic aspects of avian hybridization // Auk. 1969a. Vol. 86. P. 84—105.
Short L. L. (Jr.). „Isolating mechanisms" in the blue-winged warbler — golden-winged warbler complex // Evolution. 1969b. Vol. 23. P. 255.
Short L. L. Systematics and behavior of some North American woodpecker, genus Picoides // Bull. Amer. Mus. Natur. Hist. 1971. Vol. 145. P. 5—118.
Short L. L. Hybridization, taxonomy and avian evolution // Ann. Missouri Bot. Gard. 1972a. Vol. 59. P. 447—453.
Short L. L. (Jr.). Systematics and behaviour of South American flickers (Aves, Colaptes) // Bull. Amer. Mus. Natur. Hist. 1972b. Vol. 149. P. 1—109.
Short L. L. Relationships among the four species of the superspecies Celeus elegans // Amer. Mus. Novit. 1972b. N 2481. P. 1—26.
Short L. L. A zoogeografic analysis of the South American Chaco avifauna // Bull. Amer. Mus. Natur. Hist. 1975. Vol. 154. P. 163—352.
Short L. L. The biological and taxonomic status of Mexican duck // Auk. 1978. Vol. 95. P. 625.
Short L. L. Woodpeckers of the World // Delaware Mus. Natur. Hist. Monogr. Ser. 1982a. N 4. P. 1—676.
Short L. L. On the status of Lybius (minor) macclounii // Bull. Brit. Ornithol. Club. 1982b. Vol. 102. P. 142—148.
Short L. L., Bock W. J. Possible hybrid Jynx is an abberant Jynx ruficollis // Ibid. 1972. Vol. 92. P. 28—31.
Short L. L. (Jr.), *Burleigh Th. D.* An intergeneric hybrid flycatcher (Contopus×Empidonax) from Idaho // Proc. Biol. Soc. Wash. 1965. Vol. 78. P. 33—37.
Short L. L., Horne F. M., Schodde R. Vocal behavior, morphology, and hybridization of Australian spotted and yellow-rumped pardalotes (Aves, Pardalotus) // Amer. Mus. Novit. 1983a. N 2756. P. 1—15.
Short L. L., Morony J. J. (Jr.). A second hybrid Williamson's×red-naped sapsuker and an evolutionary history of sapsukers // Condor. 1970. Vol. 72. P. 310—315.
Short L. L., Phillips A. R. More hybrid hummingbirds from the United States // Auk. 1966. Vol. 83. P. 253—265.
Short L. L. (Jr.), *Robbins C. S.* An intergeneric hybrid wood warbler (Seiurus×Dendroica) // Ibid. 1967. Vol. 84. P. 534—543.
Short L. L., Schodde R., Horne J. F. M. Five-way hybridization of varied sittellas Daphoenositta chrysoptera (Aves: Neosittidae) in Central Queensland // Austral. J. Zool. 1983b. Vol. 31. P. 499—516.
Short L. L., Schodde R., Noske R. A., Horne J. F. M. Hybridization of „white-headed" and „orange-winged" varied sittellas, Daphoenositta chrysoptera leucocephalos and D. c. chrysoptera in Eastern Australia // Austral. J. Zool. 1983c. Vol. 31. P. 513—531.
Short L. L. (Jr.), *Simon S. W.* Additional hybrids of the slate-colored junco and the white-throated sparrow // Condor. 1965. Vol. 67. P. 438—442.
Shy E. Sympatry and allopatry of song in North American tanagers // Behav. Ecol. Sociobiol. 1984. Vol. 15. P. 189—195.
Shy M. M. Interspecific feeding in birds: a review // J. Field Ornithol. 1982. Vol. 53. P. 370—393.
Sibley C. G. Species formation in the red-eyed towhees of Mexico // Univ. Cal. Publ. Zool. 1950. Vol. 50. P. 109—194.
Sibley C. G. Hybridization in the red-eyed towhees of Mexico // Evolution. 1954. Vol. 8. P. 252—290.
Sibley C. G. The evolutionary and taxonomic significance of sexual dimorphism and hybridization in birds // Condor. 1957. Vol. 59. P. 166—191.
Sibley C. G. Hybridization in some Colombian tanagers, avian genus Ramphocelus // Proc. Amer. phil. Soc. 1958. Vol. 102. P. 448—453.

Sibley C. G. Hybridization and isolating mechanisms // Vestebrate speciation / Ed. W. F. Blair. Austin: Univ. Texas Press, 1961. P. 69—88.
Sibley C. G., Short L. L. (Jr.). Hybridization in some Indian bulbuls, Pycnonotus cafer×P. leucogenys // Ibis. 1959a. Vol. 101. P. 177—182.
Sibley C. G., Short L. L. (Jr.). Hybridization in buntings (Passerina) in the Great Plains // Auk. 1959b. Vol. 76. P. 443—463.
Sibley C. G., Short L. L. (Jr.). Hybridization in the orioles of the Great Plains // Condor. 1964. Vol. 66. P. 130—150.
Sibley C. G., Sibley F. C. Hybridization in the red-eyed townhees of Mexico: the populations of the southeastern plateau region // Auk. 1964. Vol. 81. P. 479—504.
Sibley C. G., West D. A. Hybridization of the red-eyed towhees of Mexico: the eastern plateau populations // Condor. 1958. Vol. 60. P. 85—104.
Siegel-Causey D. The courtship behavior and mixed-species pairing of king and imperial blue-eyed shags (Phalacrocorax albiventer and P. atriceps) // Wilson Bull. 1986. Vol. 98. P. 571—580.
Simmons K. E. L. The taxonomic significance of the head-scratching methods of birds // Ibis. 1957. Vol. 99. P. 178—181.
Simpson K. N. G. A rockhopper×royal penguin hybrid from Macquarie Island // Austral. Bird Watcher. 1985. Vol. 11. P. 35—45.
Sims R. W. The Ceyx erithacus and rufidorsus problem // J. Linn. Soc. Lond. Zool. 1959. Vol. 44. P. 212—221.
Singlair J. C. Interbreeding of gray-headed and Hartlaub's gulls // Bokmakierie. 1977. Vol. 29. P. 70—71.
Sitasuwan N., Thaler E. Lautinventar und Verständigung bei Alpenkrahe (Pyrrhocorax pyrrhocorax), Alpendohle (Pyrrhocorax graculus) und deren Hybriden // J. Ornithol. 1985. Bd. 126. S. 181—193.
Sladen W. J. L., Kistchinski A. A. US/USSR cooperation in waterfowl migration studies, 1974—1976 // Proc. Symp. Mapping Waterfowl Distrib. Migrat. and Habit. Intern. Waterfowl Res. Bureau XXII Annu. Execut. Board Meet., Alusta, Crimea, USSR, 16—22 Nov. / Ed. G. V. T. Matthews, Yu. A. Isakov. 1976. P. 337—352.
Slater P. J. A reassesment of ethology // Biology of brains. L.: Inst. Biol., 1974. P. 89—113.
Slizynski B. M. Cytological observation on duck hybrid: Anas clypeata×Anas penelope // Gen. Res. 1964. Vol. 5. P. 441—447.
Sluys R., van den Berg M. On the specific status of the Cyprus pied wheatear Oenanthe cypriaca // Ornis Scand. 1982. Vol. 13. P. 123—128.
Smith D. G. The role of the epaulets in the red-winged blackbird (Agelaius phoeniceus) social system // Behaviour. 1972. Vol. 41. P. 251—268.
Smith D. G. An experimental analysis of the function of red-winged blackbird song // Ibid. 1976. Vol. 56. P. 136—156.
Smith F., Borg S. New hybrid Passer montanus×P. hispaniolensis // Il-Meril. 1976. N 17. P. 25—26.
Smith G. R. Systematic list of 1985 // Essex Bird Rep. 1985 (1986). N 26. P. 24—76.
Smith J. I. Evidence of hybridization between red-bellied and golden-fronted woodpeckers // Condor. 1987. Vol. 89. P. 377—386.
Smith N. G. Evolution of some Arctic gulls: An experimental study of isolating mechanisms // Ornithol. Monogr. 1966. N 4. P. 1—99.
Smith N. G. Polymorphism in ringed plovers // Ibis. 1969. Vol. 111. P. 177—188.
Smith R. G. The social aspects of reproductive behavior in the pintail // Auk. 1968. Vol. 85. P. 381—396.
Snow D. W. A field study of the black and white manakin Manacus manacus in Trinidad // Zoologica. 1962. Vol. 47. P. 65—104.
Snow D. W. Moult and breeding cycle in Darwin's finches // J. Ornithol. 1966. Bd. 107. S. 283—291.
Sorjonen J. K. Song convergence in two sympatric nightingales // Proc. XVIII Intern. Ethol. Conf. Brisbane, 1983. P. 267.
Spanò S. Nuovi ibridi naturali Alectoris rufa rufa (L.)×Alectoris graeca saxatilis (Bechstein) sulle Alpi Marittime e relative considerazioni tassonomiche // Ann. Mus. civ. stor. natur. G. Doria. 1978/1979. Vol. 82. P. 154—162.
Sparling D. W. Communication in prairie grouse. I. Information content and interspecific function of principal vocalizations // Behav. and Neural. Biol. 1981a. Vol. 32. P. 463—486.
Sparling D. W. Communication in prairie grouse. II. Ethological isolating mechanisms // Ibid. 1981b. Vol. 32. P. 487—503.
Sparling D. W. Quantitative analysis of prairie grouse vocalizations // Condor. 1983. Vol. 85. P. 30—42.
Spear L. B. Hybridization of glaucous and herring gulls at the Mackenzie Delta, Canada // Auk. 1987. Vol. 104. P. 123—125.

Spieth H. T. Behavior and isolating mechanisms // Behaviour and evolution / Ed. A. Roe, G. G. Simpson. Yale Univ. Press, 1958. P. 363—389.

Stadie Ch. Erste Ergebnisse zur verwandtschaftlichen Beziehung zwischen Nachtigall (Luscinia megarhynchos) und Sprosser (Luscinia luscinia) // Voliere. 1983. Bd. 6. S. 87—91.

Stahl K. En Aythya-hybrid met drag av amerikansk brunand // Anser. 1981. Vol. 21. P. 190—191.

Starkey E. E. A case of interspecific homosexuality in geese // Auk. 1972. Vol. 89. P. 456—457.

Stegmann B. Über die Formen der palaearktischen Rotrüken — und Rotschwanzwurger und deren taxonomischen Wert // Ornithol. Monatsber. 1930. Bd. 38. S. 106—118.

Stegmann B. K. Über die Formen der grossen Möwen „subgenus Larus" und ihre gegenseitigen Beziehungen // J. Ornithol. 1934. Bd. 72. S. 340—380.

Steiner H. Atavismen bei Artbastarden und ihre Bedeutung zur Feststellung von Verwandtschaftsbeziehungen. Kreuzungsergebnisse innerhalb der Singvogelfamilie der Spermestidae // Rev. suisse zool. 1966. T. 73. P. 321—337.

Stephan B. Zur Mauzer dreier Passer-Arten in Kazachstan // Mitt. Zool. Mus. Berlin. 1982. Bd. 58. Suppl. S. 91—100.

Stephan B. Die Evolutionstheorie und der taxonomische Status des Italiensperlings // Ibid. 1986. Bd. 62. Suppl. S. 25—36, 55—68.

Stephenson G. C., Dorman T. M. J. Apparent hybrid swallow×house martin // Brit. Birds. 1982. Vol. 75. P. 290.

Stiles F. G. Systematics of the southern forms of Selasphorus (Trochilidae) // Auk. 1983. Vol. 100. P. 311—325.

Stock A. D., Bunch T. D. The evolutionary implications of chromosome banding pattern homologies in the bird order Galliformes // Cytol. and Cell Genet. 1982. Vol. 34. P. 136—148.

Storer R. W. A hybrid between painted and varied buntings // Wilson Bull. 1961. Vol. 73. P. 209.

Storer R. W. A hybrid between the hooded and silver grebes (Podiceps gallardoi and P. occipitalis) // Auk. 1982. Vol. 99. P. 168—169.

Strang C. A. Variation and distribution of glaucous gulls in Western Alaska // Condor. 1977. Vol. 79. P. 170—175.

Stresemann E. Welche Paradiesvogelarten der Literatur sind hybriden Ursprungs? // Novit. Zool. 1930. H. 36. S. 6—15.

Strubbe E. T. Blue-winged teal×green-winged teal hybrid // Loon. 1967. Vol. 39. P. 59.

Stuart S. N., van der Willigen T. Is Moreau's sunbird Nectarinia moreaui a hybrid species? // Scopus. 1980. Vol. 4. P. 56—58.

Suarez Cordona F. Nidification y puesta en la collalba rubia (Oenanthe hispanica) // Ardeola. 1977. Vol. 23. P. 63—79.

Sudhaus W. Artbegriff und Artbildung in zoologischer Sicht // Ztschr. zool. Syst. und Evolutionsforsch. 1984. Bd. 22. S. 183—211.

Sueur F. La corneille mantelée Corvus corone cornix en France // Alauda. 1981. Vol. 49. P. 300—304.

Sugden L. G. Parasitism of canvasback nests by redheads // J. Field Ornithol. 1980. Vol. 51. P. 361—364.

Sultana T. Report of the Malta section of international council for bird preservation on sparrow populations (Passer hispaniolensis) in Malta // EPPO Publ. 1978. B. N 84. P. 31—32.

Sultana T., Bhunya S. P. The kariotipe of blackheaded shrike, Lanius schach tricolor (Hodgson) // Pranikee. 1981. Vol. 2. P. 37—40.

Summers-Smith D. Colonial behaviour in the house sparrow // Brit. Birds. 1954a. Vol. 47. P. 249—265.

Summers-Smith D. The communal display of the house-sparrow Passer domesticus // Ibis. 1954b. Vol. 96. P. 116—128.

Summers-Smith D., Vernon J. D. R. The distribution of Passer in Northwest Africa // Ibid. 1972. Vol. 114. P. 259—262.

Sushkin P. P. On the new species from Tarbagatai range and Zaissan-noor // Bull. Brit. Ornithol. Club. 1960. Vol. 16. P. 56—61.

Sutherland M. P. Presumed hybrid glaucous×herring gull in Kent // Brit. Birds. 1983. Vol. 76. P. 83—85.

Sutton G. M. Interbreeding in the wild of bobwhite (Colinus virginianus) and scaled quail (Callipepla squamata) in Stonewall County, Northwestern Texas // Southwest. Natur. 1963. Vol. 8. P. 108—111.

Svedarsky W. D., Kalahar T. J. Female sharp-tailed grouse copulates with greater prairie chicken in Minnesota // Wilson Bull. 1980. Vol. 92. P. 260—261.

Sylven M. Två hybriden mellan svartvit flugsnappare och halsbandsflugsnappare Ficedula hypoleuca×F. albicollis på Öland // Vår Fågelvärld. 1974. Bd. 33. S. 298—299.

Sylven M. Hibridisering mellan glada Milvus milvus och brun glada M. migrans i Sverige 1976 // Ibid. 1977. Bd. 36. S. 38—44.
Szijj L. J. Hybridization and the nature of the isolating mechanism in sympatric populations of meadowlarks (Sturnella) in Ontario // Ztschr. Tierpsychol. 1967. Bd. 23. S. 677—690.
Talent L. G., Krapu G. L., Jarvis R. L. Effect of redhead nest parasitism on mallards // Wilson Bull. 1981. Vol. 93. P. 562—563.
Tallman D. A., Zusi R. L. A hybrid red crossbill-pine siskin (Loxia curvirostra×Carduelis pinus) and speculations on the evolution of Loxia // Auk. 1984. Vol. 101. P. 155—158.
Tanner J. T. Black-caped and Carolina chickadees in the southern Appalachian mountains // Ibid. 1952. Vol. 69. P. 407—424.
Tarr H. E. An interesting hybrid cockatoo // Austral. Bird Watcher. 1962. Vol. 1. P. 235.
Taverner J. H. A presumed hybrid Mediterranean×black-headed gull in Hampshire // Brit. Birds. 1970. Vol. 63. P. 380—382.
Tavolga W. N. Application of the concept of levels of organization to the study of animal communication // Nonverbal communication: Adv. in study of communication and affect. N. Y.; L.: Plenum, 1974. Vol. 1. P. 51—76.
Taylor R. H. Some ideas on speciation in New Zealand parakeets // Notornis. 1975. Vol. 22. P. 110—121.
Taylor W. K. A new hybrid bunting (Passerina cyanea×Passerina ciris) // Auk. 1974. Vol. 91. P. 485—487.
Tenovuo O., Tenovuo R. A hybrid of an eider Somateria mollissima and a merganser species (Mergus sp.) found in Finland // Ornis. fenn. 1983. Vol. 60. P. 63—64.
Teyssèdre A. Etude comparée de quatre population de Goéland argentés à pattes jaunes d'Europe occidentale // Oiseau et Rev. franc. ornithol. 1983. T. 53. P. 43—52.
Teyssèdre A. Comparison acoustique de Larus argentatus argenteus, L. fuscus graellsii, L. cachinnans (?) michahellis ed du Goéland argenté à pattes jaunes cantabrique // Behaviour. 1984. Vol. 88. P. 13—23.
Thaler E. Das Aktionssystem von Winter- und Sommergoldhähnchen (Regulus regulus, R. ignicapillus) und deren ethologische Differenzierung // Bonn. Zool. Monogr. 1979. N 12. S. 1—151.
Thielcke G. On the origin of divergence of learned signals (songs) in isolated populations // Ibis. 1973. Vol. 115. P. 511—516.
Thompson M. E. Report on western kingbird's nest // Jack-pine Warbler. 1965. Vol. 43. P. 147—148.
Thompson W. L. Vocalizations of the lazuli bunting // Condor. 1976. Vol. 78. P. 195—207.
Thorpe R. I. Apparent hybridization between goldcrest and firecrest // Brit. Birds. 1983. Vol. 76. P. 233—234.
Thorpe W. H. Duetting and antiphonal singing in birds: its extent and significance // Behaviour. 1972. Suppl. 18. P. 1—197.
Ticehurst C. B. Notes on some Indian wheatears // Ibis. 1922. Vol. 4. P. 151—158.
Timken R. L. Canvasback male participating in a redhead courtship party // Auk. 1967. Vol. 84. P. 588.
Tinbergen N. Derived activities: their causation, biological significance, origin and emancipation during evolution // Quart. Rev. Biol. 1952. Vol. 27. P. 1—32.
Tinbergen N. Comparative study of the behaviour of gulls (Laridae): a progress report // Behaviour. 1959. Vol. 15. P. 1—70.
Todt D., Hultsch H. Impairment of vocal signal exchange in the monogamous duet-singing Cossypha heuglini (Turdidae): effect of pairbond maintenance // Ztschr. Tierpsychol. 1982. Bd. 60. S. 265—274.
Toft C O. Single species breeding and mixed species breeding in sympatrically living herring gulls Larus argentatus and lesser black-backed gulls L. fuscus in SW Norway // Fauna norv. 1984. Vol. 7. P. 114—118.
Tomback D. F., Baker M. Ch. Assortative mating by white-crowned sparrows at song dialect boundaries // Anim. Behav. 1984. Vol. 32. P. 465—469.
Tomek W. Mieszańce Columba oenas L.×Columba livia L. oraz próby otrzymania potomstwa od meiszańcón // Prz. Zool. 1958. Vol. 2. S. 9—114.
Tordoff H. B. A hybrid tanager from Minnesota // Wilson Bull. 1950. Vol. 62. P. 3—4.
Trauger D. L., Dzubin A., Ryder J. P. White geese intermediate between Ross'geese and lesser snow geese // Auk. 1971. Vol. 88. P. 856—875.
Trautman M. B., Trautman M. A. Annotated list of the birds of Ohio // Ohio J. Sci. 1968. Vol. 68. P. 253—332.
Traylor M. A. (Jr.). Notes on tyrant flycatchers (Aves: Tyrannidae) // Fieldiana Zool. 1982. Publ. 1338. New Ser., N 13. P. 1—22.
Tricot J. Hybride de Mesange noire (Parus ater)×Mesange huppée (Parus cristatus) // Aves. 1967. Vol. 4. P. 106.

Troy M. A phenetic analysis of the redpolls Carduelis flammea flammea and C. hornemanni exilipes // Auk. 1985. Vol. 102. P. 82—96.
Tschanz B., Wehrlin J. Krysning mellom lomvi, Uria aalge, og polarlomvi, Uria lomvia på Rost i Lofoten // Fauna. 1968. T. 21. P. 53—55.
Tubb J. A. A wild caught Lonchura hybrid // Natur. Hist. Bull. Siam Soc. 1966. Vol. 21. P. 140—141.
Tufts R. W. Intergeneric grouse hybrid (Bonasa×Canachites) // Canad. Field-Natur. 1975. Vol. 89. P. 72.
Ullrich B. Untersuchungen zur Ethologie und Ökologie des Rotkopfwürger (Lanius senator) in Südwestdeutschland im Vergleich zu Raubwürger (b. excubitor), Schwarzstirnwürger (L. minor) und Neutöter (L. collurio) // Vogelwarte. 1971. Bd. 26. S. 1—77.
Unitt P. Another hybrid downy×Nuttal's woodpecker from San Diego County // Western Birds. 1986. Vol. 17. P. 43—44.
Uribe F. Quantitative ethogram of Ara ararauna and Ara macao (Aves, Psittacidae) in captivity // Biology of Behavior. 1982. Vol. 7. P. 309—323.
van Buskirk J. Vocal mimicry of Nashville warblers by yellow-rumped warblers // Wilson Bull. 1984. Vol. 96. P. 477—482.
van den Elzen R. Zwei Bastarde Mozambik-girlitz (Ochrospiza mozambica caniceps)× ×Atrogulargirlit (Ochrospiza a. atrogularis); Aves, Carduelidae // Bonn. Zool. Beitr. 1981. Bd. 32. S. 1—2.
van der Lee H. F., Ouweneel G. L. Een waarschijnlijke hybride tussen roodhalsgans Branta ruficollis en brandgans Branta leucopsis // Limosa. 1976. Vol. 49. P. 213—215.
van Ijzendoorn E. L. Breeding record of black Chlidonias niger×white-winged black tern C. leucopterus // Dutch Birding. 1980. Vol. 2. P. 17—18.*
van Impe J. The lesser white-fronted goose in the south of the province of Zeeland (Netherlands) // Veldornitol. Tijdschr. 1982. Vol. 5. P. 130—140.*
van Rhijn J. G. Units of behaviour in the black-headed gull, Larus ridibundus // Anim. Behav. 1981. Vol. 29. P. 586—597.
Vansteenwegen Ch. Nidification d'un hybride présumé entre l'hirondelle de fenetre (Delichon urbica) et l'hirondelle de cheminée (Hirundo rustica) // Gerfaut. 1981. T. 71. P. 611—615.
Van Wagner C. E., Baker A. J. Genetic differentiation in populations of Canada geese (Branta canadensis) // Canad. J. Zool. 1986. Vol. 64. P. 940—947.
Vaurie Ch. Notes on the bird genus Oenanthe in Persia, Afganistan, and India // Amer. Mus. Novit. 1949. N 1425. P. 1—47.
Vaurie Ch. Notes on some asiatic titmice // Ibid. 1950a. N 1459. P. 1—66.
Vaurie Ch. Notes on some asiatic nuthatches and creepers // Ibid. 1950b. N 1472. P. 1—39.
Vaurie Ch. Adaptive differences between two sympatric species of nutchatches (Sitta) // Proc. X Intern. Ornithol. Congr. Uppsala, 1951. P. 163—166.
Vaurie Ch. Systematic notes on Palearctic birds. N 17. Laniidae // Amer. Mus. Novit. 1955. N 1752. P. 1—19.
Vaurie Ch. Systematic notes on Palearctic birds. N 20. Fringillidae: the genera Leucosticte, Rhodopechys, Carpodacus, Pinicola, Loxia, Uragus, Urocynchramus and Propyrrhula // Ibid. 1956. N 1786. P. 1—37.
Vaurie Ch. Systematic notes on Palearctic birds. N 28. The families Remizidae and Aegithalidae // Ibid. 1957. N 1853. P. 1—21.
Vaurie Ch. The birds of Palearctic fauna. Passeriformes. L.: Witherby, 1959. 762 p.
Vaurie Ch. The status of Larus relictus and other hooded gulls from Central Asia // Auk. 1962. Vol. 79. P. 303—309.
Vaurie Ch. The birds of Palearctic fauna. Non-Passeriformes. L.: Witherby, 1965. 763 p.
Veitch C. R. Parakeet hybridization // Notornis. 1979. Vol. 26. P. 395.
Vickholm M., Virolainen E., Zettleberg P. Äänitlään tai ulkonäötään poikkeavia varpuslintuja keväällä ja kesällä 1980 // Ornis fenn. 1981. Vol. 58. P. 133—134.
Village A. The role of nestsite availability and territorial behaviour in limiting the breeding density of kestrel // J. Anim. Ecol. 1983. Vol. 52. P. 635—645.
Voipio P. Roduntutkimusta oppikoulum kertomuksessa yli 40 vuoden takaa // Ornis fenn. 1981. Vol. 58. P. 83—88.
von Waldersee J. Michlinge von Graugans (Anser anser) und Kanadagans (Branta canadensis) in freier Wildbahn // Ornithol. Mitt. 1986. Bd. 38. S. 191—192.
Voous K. H. Distributional and evolutionary history of kingfisher genus Ceyx in Malaysia // Proc. X Intern. Ornithol. Congr. Uppsala, 1951. P. 177—183.
Voous K. H. Hybrids of scaup duck and tufted duck (Aythya marila×Aythya fuligula) // Ardea. 1955. Vol. 43. P. 284—286.
Voous K. H. Atlas of European birds. L.: Nelson, 1960. 284 p.
Voous K. H. Hybrid of turtle dove and collared turtle dove // Limosa. 1963. Vol. 36. P. 138—140.

Voous K. H. Capricious taxonomic history of isabelline shrike // Brit. Birds. 1979. Vol. 72. P. 573—578.

Voous K. H., Payne H. A. W. The grebes of Madagascar // Ardea. 1965. Vol. 53. P. 9—31.

Voous K. H., Wattel J. Probable wild hybrid white-fronted×lesser white-fronted goose // Limosa. 1967. Vol. 40. P. 9—11.*

Wall L. E. A clutch of hybrid parrots in the wild // Tasmanian Natur. 1985. N 80. P. 10.

Wallace D. I. M. The first identification of the eastern pied wheatear in Jordan // Sandgrouse. 1983. N 5. P. 102—104.

Wallschläger D. Beziehungen zwischen Konstitution und Gesangsparametern bei Passeriformes // Mitt. Zool. Mus. Berlin. 1982. Bd. 58. S. 115—135.

Wallschläger D. Vergleich von Gesangsstrukturen zentralasiatischer Ammern // Mitt. Zool. Mus. Berlin. 1983. Bd. 59. Suppl: Ann. Ornithol. 7. S. 85—116.

Walmsley J. G. Une glaréole de Nordmann Glareola nordmanni en Camargue, première observation et premier cas de Nidification pour la France // Alauda. 1970. Vol. 38. P. 295—305.

Walter M. J. Effect of parental colouration on the mate preference of offspring in the zebra finch Taeniopygia guttata castanotis // Behaviour. 1973. Vol. 46. P. 154—173.

Watson G. E. Three sibling species of Alectoris partridge // Ibis. 1962. Vol. 104. P. 353—367.

Wattel J., Harrison J. M. Some hybrid ducks in the collection of Zoölogisch Museum, Universiteit van Amsterdam // Beaufortia. 1968. Vol. 15. P. 209—220.

Wedgwood S. L., Wedgwood J. A. Probable cinnamon teal — blue-winged teal cross // Blue-Jay. 1975. Vol. 33. P. 181—182.

Weller M. W. Courtship of the readhead (Aythya americana) // Auk. 1967. Vol. 84. P. 544—559.

Wells S., Baptista L. Displays and morphology of an Anna×Allen hummingbird hybrid // Wilson Bull. 1979. Vol. 91. P. 524—532.

Wells S., Bradley R., Baptista L. Hybridization in Calypte hummingbirds // Auk. 1978. Vol. 95. P. 537—549.

Weseloh D. V. A probable Franklin's×ring-billed gull pair nesting in Alberta // Canad. Field-Natur. 1981. Vol. 95. P. 474—476.

Weseloh D. V., Mineau P. Apparent hybrid Common Black-headed Gull nesting in Lake Ontario // Amer. Birds. 1986. Vol. 40. P. 18—20.

Weseloh D. V., Weseloh L. M. Probable hybrids of cinnamon×blue-winged teal from southern Alberta // Canad. Field-Natur. 1979. Vol. 93. P. 316—317.

West D. A. Hybridization in grosbeak (Pheucticus) of the Great Plains // Auk. 1962. Vol. 79. P. 399—424.

Wheatley J. J. Birds of Surrey // Surrey Bird Rep. 1978 (1979). N 26. P. 6—51.

Whitmore R. C. Indigo bunting in Utah with special reference to interspecific competition with lazuly bunting // Condor. 1975. Vol. 77. P. 509—510.

Wiens J. A. Interterritorial habitat variation in grasshoper and savannah sparrows // Ecology. 1973. Vol. 54. P. 877—884.

Wiley E. O. The evolutionary species reconsidered // Syst. Zool. 1978. Vol. 27. P. 17—26.

Wiley R. H. Communication and spatial relationships in a colony of common grackles // Anim. Behav. 1976. Vol. 24. P. 570—584.

Williams R. Oddities of the grouse clan // Wyoming Wildlife. 1979. Vol. 43. P. 4—5.

Williamson F. S. L. Hybrids of the Anna and Allen hummingbirds // Condor. 1957. Vol. 59. P. 118—123.

Williamson F. S. L., Peyton L. J. Interbreeding of glaucous-winged and herring gulls in the Cook Inlet region, Alaska // Ibid. 1963. Vol. 65. P. 24—28.

Wilson B. J. Hybrid bluebird in the Pine Ridge // Nebraska Bird Rev. 1985. Vol. 53. P. 67.

Wilson M. Apparent hybridization between two species of fairy-wren // Sunbird. 1983. Vol. 13. P. 38—39.

Wingfield J. C., Newman A. L., Hunt G. L., Farner D. S. Endocrine aspects of female-female pairing in the western gull (Larus occidentalis wymani) // Anim. Behaf. 1982. Vol. 30. P. 9—22.

Wink M., Wink C., Ristow D. Biologie der Eleonorenfalken (Falco eleonorae): 2. Zur Vererbung der Gefiederphasen (hell-dunkel) // J. Ornithol. 1978. Bd. 119. S. 421—428.

Wobus U., Creutz G. Eine erfolgreiche Mishbrut von Rot- und Schwarzmilan (Milvus milvus×Milvus migrans) // Zool. Abh. Staatl. Mus. Tierk. Dresden. 1970. Bd. 31. S. 305—313.

Woinarski J. C. Z. Interbreeding of the spotted and yellow-rumped pardalotes Pardalotus punctatus and P. xanthopygus // Emu. 1984. Vol. 84. P. 80—86.

Wolters H. E. Die Vogelarten der Erde: Eine systematische Liste mit Verbreitungsaugaben sowie deutschen und englischen Namen. Hamburg; B.: Parey, 1975—1982. 745 S.

Wolters H. E. Species limits in some Afrotropical Estrildidae // Proc. Intern. Symp. Afr. Vertebr. / Ed. K. -L. Schuchmann. Bonn, 1985. P. 425—434.

Wood D. S. Phenetic relationships within the Ciconiidae // Ann. Carnegie Mus. 1983. Vol. 52. P. 79—112.
Worthy J. Rainbow and scaly breasted lorikeets // Bird Observ. 1982. N 603. P. 29.
Wunderle J. M. Components of song used for species recognition in the common yellowthroat // Anim. Behav. 1979. Vol. 27. P. 982—996.
Wyndham E. Notes on an eastern-crimson hybrid // Corella. 1979. Vol. 3. P. 32—33.
Yamashina Y. Notes on Marianas mallard // Pacif. Sci. 1947. Vol. 11. P. 121—124.
Yom-Tov Y. Intraspecific nest parasitism in birds // Biol. Rev. 1980. Vol. 55. P. 93—108.
Zann R. Inter- and intraspecific variation in the courtship of three species of grassfinches of the subgenus Poephila (Gould) (Estrildidae) // Ztschr. Tierpsychol. 1976. Bd. 41. S. 409—433.
Zimmer U. E. Birds react to playback of recorded song by heart rate alteration // Ibid. 1982. Bd. 58. S. 25—30.

ДОПОЛНЕНИЕ

После сдачи рукописи в печать поступила следующая дополнительная информация:

Крюков А. П., Блинов В. Н. Взаимодействие серой и черной ворон (Corvus cornix L., C. corone L.) в зоне симпатрии и гибридизации: есть ли отбор против гибридов? // Журн. общ. биологии. 1989. Т. 50. № 1. С. 128—135. (Не подтверждается гипотеза отбора против гибридов).

Clark N. A. A probable hybrid dunlin / sanderling // Scot. Birds. 1987. Vol. 14. P. 211—213 (Calidris alpina × C. alba).

Dickson D. E. Probable hybrid willow × greenish warbler // Brit. Birds. 1988. Vol. 81. P. 531 (Phylloscopus trochilus × P. trochiloides).

Ewins P. J., Okill J. D., Ellis P. E. Probable interbreeding of roseate and arctic terns // Scot. Birds. 1987. Vol. 14. P. 215—216 (Sterna dougallii × S. paradisaea).

Parmelee D. F. The hybrid squa: a southern ocean enigma // Wilson Bull. 1988. Vol. 100. P. 345—356 (Catharacta lonnbergi × C. maccormicki. По данным многолетних наблюдений за меченой популяцией одна и та же особь успешно размножается в разное время как с конспецифическими партнерами, так и с особями другого вида).

Rensel J. A., White C. M. First description of hybrid blue × sage grouse // Condor. 1988. Vol. 90. P. 716—717 (Centrocercus urophasianus × Dendragapus obscurus).

ABSTRACT

It is widely accepted that establishment of reproductive isolation between diverging populations is the most important event in the whole process of speciation. Among other isolating barriers, ethological isolation seems to play the main role. In the 1950s—1960s zoologists paid much attention to the study of ethological isolation, but later the interest in this subject faded away because of cessation of the development and of dogmatization of classical ethological concepts.

An adequate theory of ethological isolation is impossible without a revision of contemporary concepts of natural hybridisation. An advancement of research concerning the evolutionary aspects of hybridisation is handicaped now by the predjuice of the taxonomists who claim that only «interspecific» hybridisation is noteworthy. In this connection the question «What is the species» once again arises. Many attempts to answer this question in the framework of «biological species concept», as summarized by E. Mayr, are not generally accepted.

As shown in Chapter I, hybridisation between taxa above subspecies level occurs quite regularly while there is an adequate interpopulation (in particular, interspecific) communication that calls for a thorough investigation. The only reliable model for understanding of interspecific bird communication is intraspecific communication in animals. In Chapter 2 many limitations of the classical ethology concepts dealing with the last subject is analysed. Another approach is offered, main principles of which are briefly as follows. Any communication signal attains its «meaning» only in concrete social and communication context. Hence, a process of communication is not programmed dialogue based on an interchange of stereotyped signals, but rather may be viewed as self-organizing process with many degrees of freedom. Communication occurs in socially organized space to proceed in accordance with endogenous rhytmes of the interacting animals. Therefore, adequate research of the communication process must involve a thorough analysis of the spatio-temporal background. Variability of spatio-temporal characteristics of contexts predetermine a broad variety of «typical species-specific» interactions such as pair formation and copulation. All this facilitate formation of mixed pairs (hybridisation) as well as participation of behaviourally atypical hybrids in reproduction.

Chapter 3 discusses some examples of an application of these principles to the analysis of interrelationships between taxa of different degrees of genealogical relatedness hybridising in zones of secondary contact. In Chapter 4 it is proposed that ethological differentiation between closely related sympatric species were obtained by them yet on the allopatric stage of their existence, before the secondary contact had taken place. So these differences appear not to be a result of selection for ethological differentiation and, therefore, should not be viewed as an «isolating mechanisms» selected for the protection of genetical independence of the species.

In Chapter 5 special attention is paid to the main factors facilitating «accidental» sympatric hybridisation. It is proposed that with time occasional hybridisation may develop into regular and even into introgressive one. Such a process of the intensification of gene flow seems to be determined by unpredictable fluctuations of socio-demographic events in populations of interacting taxa. The removal of ecological isolating barriers stimulates hybridisation not by itself, but via corresponding changes of demographic situation in mixed/hybrid population.

The final part of the book contains an annotated list of known to the date cases of natural hybridisation in birds. This section presents information about some 670 combination «taxon × taxon», in which combinations about 890 taxa of megasubspecies, semispecies and species levels are involved. This annotated list is the most complete review of natural hybridisation in birds.

Предметный указатель

Акустическое поведение видоспецифическое (см. Песни, Позывки, Сигналы комплексные вокально-оптические, Гибридов вокализация) 52, **54—55**, 56, 91, **92**, 139, **140**, 141—148, **184—186**, 187—189, 204, **205**, 218—220, 232—233, **234**, 235, 247, 271—273, 289, 301, 309—311
— акустический репертуар как набор дискретных сигналов 52, 53, 148
— как квазидискретная комбинаторная система 53—56 (**54—55**), 91, 137, 149, 232, 235, 247, 252—253, 271, 304, 326
— половые различия 293
— различия у гибридизирующих форм 53, **57**, 105, 109, 137, 149—150, **185**, 190, **219**, 341, 366, 367, 375, 381, 393, 399, 403—406, 411, 412, 416, 418, 419, 423, 427, 431, 432, 441, 442
— — у репродуктивно изолированных близких видов 248, **185**, 252—255, 261, **272**, **274**, **275**, **290—291**, **300**, **312**, 324—325, 328
— слуховое восприятие, межвидовые различия 329, **330**
Аллобиотопия — см. Биотопическая сегрегация близких видов
Алловиды — см. Видов категории
Аллометрия 284
Антропоморфизм 47
Ареалы
— кольцевые 32, 406
— расширение их и формирование зон вторичного контакта (см. Гибридизация в результате расширения ареалов) 80, 119, 129, 162—164, 210—211, 225—226, 229, 240, 281, 305
— реликтовые 286
— пульсация границ 167, 168
— условность проведения границ 12, 164
— фронты противостояния аллопатрических форм (см. Пространственные отношения между популяциями высоких рангов: алло-парапатрия) 12, 168—170

Биоакустика 52
Биологическое сигнальное поле 71, 79
Биотопическая сегрегация близких видов 42—44, 177, 191—192, 222, 237, 259, 277—278, 366, 368, 369, 376, 377, 398, 406, 407, 411, 422, 426, 431, 442
— аллобиотопия 42, 311, 390, 393, 399, 417, 418
— неэффективиость в качестве фактора репродуктивной изоляции **42**, 43, 113, 177, 191—192, 222, 237, 241, 260, 278, 315, 366, 368, 369, 371, 376, 377, 389—391, 393, 395, 399, 403, 406, 407, 411, 417, 418, 422, 426, 430, 431, 434, 437, 442
— по высотным поясам (см. Симпатрия ложная) 371, 389, 395, 403, 434, 437
Близкие виды 7, 46, 66, 74, 243, **244**, **285**
— индифферентность взаимная как осиова репродуктивной изоляции 294—295, 305, 313, 316
— поведенческие признаки, полученные от общего предка 73, 306, 314
— различия в степени экологической пластичности 153, 191, 259, 262, 304
— смешанные гнездовые поселения — см. Демы, Колонии смешанные
— смешанные тока 61, 63, 268, 288
Брачные пары
— временные 101, 115, 180, 194, 322
— гомосексуальные 294
— консолидации процесс 89, 180—181, 287—288
— постоянство 112, 159, 246, 267—268, 283
— разделение функций между партнерами 181, 246, 268, 288
— смена партнеров 159—169, 410
— смешанные (гетероспецифические) — см. Смешанные пары
— формироваиие — см. Формирование пар

Взаимодействия коммуникативные (социальные) 70, 93, 101, 134—136, 150—152, 180—181, 194, 201—203, 216—218, 255—258, 270, 287—288, 309
— ключевые 255, 322
— отсутствие стереотипности 89, 91, 101, 103, 151, 180—181, 216, 239, 255, 292
Вид
— биологический 9, 20, 198
— зоогеографический 11
— политипический 12, 18, 19, 20, 26, 76, 228, 286, 306
— таксономический 14, 18, 20, 121, 197
— «хороший» 9, 12, 15, 16, 26, 32, 228, 315
— условность границ (см. Субъективизм оценок таксономического статуса, Таксономические решения) 11, 14, 27, 32, 33, 119—121, 165, 196—197, 211, 228, 240, 241, 338
Вида концепции
— биологическая 11, 12, 13, 20, 26, 120, 211, 228, 240—241, 331
— зоогеографическая 11

— филогенетическая 11, 12, 20
— эволюционная 11, 12, 20
Вид былой единый (ex-conspecies) 10—11, 195—196, 225, 226, 241
Вид и подвид, «пограничные случаи» 9, 10, 11, 31, 444
— группы подвидов 16, 18, 228, 338, 409, 413, 416, 420, 421, 423, 428, 443
— мегаподвиды (megasubspecies) 9, 10—11, 16, 18, 19, 20, 21, 29, 32, 80, 338, 391, 395, 397, 410, 444
— полувиды 9, 10—11, 12, 16, 18, 20, 29, 32, 80, 121, 338, 413, 414, 434, 444
Видов категории
алловиды 9, 10—11, 12, 362, 434
аллосекторы 10—11
квазивиды 10—11, 12, 16
паравиды 9, 10—11, 12, 383, 417
парасекторы 10—11
секторы 12
синвиды 9, 10—11
транссекторы 10—11, 16
Видов слияние 69, 241, 339, 356, 427, 439
Видовые опознавательные признаки — см. Признаки видовые опознавательные
Видообразование географическое **118**—119, 371
аллопатрическая стадия 45
симпатрическая стадия 44
Виды
— близкие — см. Близкие виды
— гибридогенные 12, 29, 30, 31, 63, 229, 332, 356, 382, 383, 407, 417, 422, 430, 433, 444
— двойники 228, 241, 265, 286, 307, 361, 395, 396, 432
— оценки числа их у птиц 12, 23
Вторичного контакта зоны (см. Гибридные зоны, Пространственные отношения популяций высоких рангов: парапатрия, семисимпатрия) 9, 14, 19, 20, 21, 22, 27, **28**, **33**, **34**—**35**, 44, 76, 80, 119, **120**, 121, 162—164, 165—166, **167**, 168—171, **172**, 173—174, 176—179, 196, **199**, 210—211, 225—226, **227**, 240, 263—267, 276—284, 314, 331—335, 341—345, 353, 355, 359, 361, 363, 364, 366—376, 378—384, 386, 398—437, 440—444
— классификация, условность ее 15—17
— конкуренция между контактирующими формами — см. Конкуренция

Генетические дистанции 39—40, 341, 355, 356, 375, 394, 403, 404, 418, 424, 431
— и дивергенция морфо-биологических признаков 39, 196
— и таксономический статус форм 40
Гештальт 49
Гибридагогия 7
Гибридизация 6—7, 8, 17—38, 69
— аллопатрическая 60, 74, 178, 334, 340, 341, 347—349, 351, 354, 358, 373, 377, 378, 380, 388, 391, 392, 402, 415, 416, 422, 427, 433, 439
— вдоль фронтов противостояния аллопатрических форм (см. Пространственные отношения популяций высоких рангов: аллo-парапатрия) 167, 168, 211, 332—**333**
— внутривидовая 14, 19
— в прошлом 163, 168, 368, 417, 434
— в результате дисперсии особей в ареал другой формы 60, 80, **82**, 86, 167, 178, 334, 379, 403
— в результате залетов особей в ареал другой формы 81, 83, 166—167, 340, 344, 349, 358, 370, 374, 377—380, 386, 415, 418, 424, 435, 439, 440
— в результате инвазий 36, 163, 372, 374
— в результате интродукций 37, 346, 347, 352, 354, 356, 364, 365, 367, 401, 424
— в результате расширения ареалов 78—79, 80, 129, 160, 225, 281, 332—334, 341, 349, 355, 370, 373, 380, 381, 388, 392, 400, 407, 417, 426, 431, 440
— интрогрессивная 7, 10, 27, 31, 37, 38, 50, 51, 80, 86, 155, 165, 226, 228, 230, 240, 241, 343, 348, 355, 356, 363, 367, 374, 376, 378, 382, 383, 388, 390, 391, 394, 399—401, 403, 405—407, 410, 415—418, 420—424, 426, 429—431, 433, 436, 439, 441—444
— как источник повышения генетической изменчивости 27, 28, 83, 85, 127, 164, **173**, 200, 214—215, 229
— локальная (см. Гибридные зоны: скопления гибридов, Демы смешанные) 16, 38, 226
— межвидовая 12, 14, 20, 21, 26, 230, 402
— между формами, не имеющими ближайшего общего предка 196, 226, 241
— межродовая 23, **57**, **62**, 63, 344—348, 361, 362, 364—371, 379, 380, 382, 383, 385—388, 394—398, 401—403, 425—427, 431, 432, 434—438, 440—444
— межсемейственная 23, 25, 63, 364, 367, 369
— межтрибальная 23, 346, 350, 356—360
— множественная **28**, 29, 36, 378, 386, 407, 417, 418, 423
— начальная 159, 223, 226
— ограниченная 66, 74, 75, 119, 167, 223, 230, 319, 329, 339, 341, 345, 348, 351, 355, 356, 359—362, 368, 370—374, 377, 382, 388—390, 392—396, 400, 403, 405, 409, 413—415, 418, 419, 423—426, 434—437, 441, 442
— определение 14—15
— отдаленная 12, 14, 18, 20, 23, 24, 26—27, 30, 36, 38
— парапатрическая (см. Пространственные отношения между популяциями высоких рангов: парапатрия) 60, 74, 121, 332
— перерастание случайной в регулярную и массовую (см. Гибридизация: углубление) 36, 243, 316
— поглотительная 31, 37, 355, 356, 374, 375, 383, 439
— при аллобиотопии 390, 392, 393, 399, 417, 418
— размах в разных регионах 20—23, 25
— размах в разных таксонах 23—25
— — при разных типах половых связей 24—25

— регулярная 10, 31, 36, 51, 74, 319, 339, 341, 342, 344, 345, 348, 353, 359, 362, 365—367, 370, **374**, 376, 377, 380, 381, 384, 393, 395, 397, 399—401, 403, 404, 408, 409, 411, 413—417, 421, 426, 428, 430, 435—437, 439, 440, 443, 444
— роль в формообразовании 29—38
— с домашними породами 355, 369
— случайная 10, 15, 19—**20**, 22—24, 31, 36, 48, 165, 228, 230, 259, **294**—206, 306, 316, 322, 323, 335, 343—345, **347**—354, 356—406, 408—444
— случайная симпатрическая — см. случайная
— широкая (массовая) 32, 36, 39, **74**, 116, 121, 174, 241, 329, 339, 341—343, 345, 348, 353, 361, 366, **367**, 369, 370, 372, 374, 375, 378, 381, **383**, 386, 388—390, 392, 398, 403, 405, **408—410**, 413, 418—424, 428, 433, 440, 442, 444
— углубление, скорость **37**, 210, 335, 355, 356, 376, 383, **426**
— угрожающая существованию родительских форм (см. Гибридизация поглотительная) 37, 349, 355, 356, **367**, 374, 384, 426
Гибридные зоны 16, 17, 38, 66, 121, 296
— возраст 27, 162, 210—211, 225—226, 240, 391, 404, 407
— генезис 160, 332, **333**, 334—335
— парапатрические (собственно «гибридные зоны»; см. Пространственные отношения между популяциями высоких рангов: парапатрия) 16, 18—19, 38, 45, **50**, 121, 171, **331**, 332—334, **338**, 367, 378, 398—400, **403**, 406, 417, **418**, 424, 431, 436, 440, **441**
— при семисимпатрии («зоны перекрывания с гибридизацией»; см. Пространственные отношения популяций высоких рангов: семисимпатрия) 18—19, 121, **167**, 211, 332, 338
— расширение 67, 392, 400
— скопления гибридов 12, 16, 17, 38, 121, 211, 212, 316, 331, 332, 334—335, 371, 376, 388, 390, 391, 392, **408**, 422, 433, 435, 436, 437, 442
— смещение центра **400**, **403**, **431**, 440
— стабильность границ 40, 67
— типологизация, ограничения ее 17
— ширина и длина 15—17, 67, 367, 378, 389, 390, **391**, 392, 393, 399, **400**, 403, 406, 413, 424, 431, 433, 440, 441
— центр и зоны интрогрессии 16, 391, 392, 424 (см. Интрогрессия)
Гибридные популяции 7, 27
— гибридизация с родительскими формами 405, 407, 423, 428, 436
— географическая изменчивость интенсивности гибридизации **36**, **130**, 164, **172**, 200—201, 213, **214**, 226—227, **229**, 230, 241, 335, 342, 356, 376, 388, 395, 396, 398, 401, 403, 417, 420, 426, 427, 430, 431, 432, 436, 437, 440—442, 444
— динамика фенотипического состава 29, 37, 127, **128**, 132, 335, 383, 392, 426—427, 431—432, 440
— изоляты 37—38
— имена 27—28, 227, 229, 343, 356, 375, **381**—383, 388, 390, 398, 405, 408, 413, 416, 417, 419, 421, 422, 427, 436, 437, 439, 443
— локальные (см. Гибридные зоны: скопления гибридов)
— стабилизация фенотипического облика 27, 29, 119, 164, 336
— стабилизированные 383, 405, 422, 427, **436**, **437**
— фенотипическая изменчивость дискретная (см. Полиморфизм гибридогенный, ложный) 28, 83, 125—127, 336
— — — континуальная 28, **77**, 81, 83, 127, 132—**133**, 164, 168, **169**, **170**, 171—**173**, **175**, 177—**179**, 198—**201**, 212, **213**, 214, **215**, 426
Гибридный индекс **133**, 155, 171, **172**, **173**, 178
Гибриды
— баккросы — см. Скрещивания возвратные
— вокализация (см. Песни гибридов, Позывки гибридов) **62**—63, 107, 109, 156—159, 185, 221, 224, 366, 381, 386, 396, 401, 405, 406, 412, 414, 425, 427, 430
— генетика 125—127
— диагностика, трудности ее 17, 25—27, **86**, 87, 117—118, 127, 129, 132, 160, 164, 168, 200, 213, 214, 229, 230, 346, 355, 356, 358, 362, 363, 395
— имена 28, 83, **126**—127, 168—**169**, 171, **227**, 345, 354, 365, 366, 368, 369, 373, 383, 388, 390, 395, 402, 407, 409, 418, 421, 422, **426**, 427, 433, 434, 438
— жизнеспособность 15, 31, 162, 226, 239, 242, 331, 361, 394, 400
— метрические признаки 133, **169**, **170**, **174**, **175**, 178, **179**, 199, 357
— окраска **160**, 168, **169**, 170—174, 176—178, 198, 200—201, 212—216, 229—230, 399, 405, 406
— — наследование ее 28—29, 63, 117—118, 125—**126**, 127, 229, 336, 400, 407, 426
— плодовитость 30—31, **133**, 161—162, 171—173, 195, 242, 331, 340, 348, 363, 368, 378, 391, 394, 439, 441
— поведение 61—63, **64**, 66, 93, 103, 152, 159, 229, 366, 386, 397, 430
— половые предпочтения 63, 366
— приспособленность (генетическая) 30, 38, 40, 335, 349, 369, 372, 400
— расселение (дисперсия в ареалы родительских форм) 38, 129, 154, 162, 163, 200, 211, 213, 224, 335, 356, 404, 426, 427
— соотношение полов 195, 349, 350, 357, 359, 365, 393
— стерильность 31, 39, 243, 306, 329, 359, 365, 366, 397, 410, 438
— — частичная 31, 331, 350, 409, 411, 432
— сходство с видами, не относящимися к числу родительских 346, 358
— тройные 66, 346, 350, 353, 354
— успех в приобретении половых партне-

ров 63, 66, 114, 115, 155, 160, 224, 259, 332, 361, 399, 411
— успех размножения 83, 115, 116—117, 161, 171—173, 356, 440
— фертильность 15, 30, 224—225, 226, 240, 347, 348, 350, 351—356, 358, 359, 361, 362, 366, 376, 380, 381, 399, 400, 404, 409, 411, 419, 420, 426, 429, 439, 442, 443
— элиминация (см. Отбор против гибридов) 281, 329
Гомологии в поведении родственных форм 53, 156, 187, 190, 218, 235, 239, 242, 247, 289, 293, 315, 324—325
— различия в использовании гомологичных сигналов особями родственных форм 93, 109, 134, 136—137, 180, 253—254, 261

Демографические факторы, их гибридогенная роль 60—61, 334—335
— плотность популяции 61, 160, 231, 241, 332, 333, 334—335
— поло-возрастная структура популяции 60, 332, 335
— численность популяции 60, 156, 160, 192, 383
Демонстрации 58—59, 65, 321, 323
— гамосематические и эпигамические 58, 261, 315, 326
— как дискретные элементы сигнального кода 58, 64, 65, 71
— как идеализированные типовые конструкции 71, 93, 103, 150—152, 155, 182—183, 218, 235, 251, 255—256, 258, 270, 289, 297, 298, 303, 309, 328
— как комплексные вокально-оптические сигналы (см. Сигналы комплексные вокально-оптические) 57—58, 65
— как стадии развития единого субстрата (см. Поведение как континуум) 183, 187, 256
— коммунальные 232
— стереотипности степень 70—71, 93, 101—103, 180—181, 190, 194, 216, 232, 292, 328
Демы смешанные 160, 178, 193, 198—199, 201, 211, 231, 237—238, 320, 332, 343, 389, 391, 406, 437
— как накопители гибридов 160, 332—333
— формирование 180, 192, 202, 333, 334
Деприважия
— половая, ее гибридогенная роль 59—61, 156
— социальная 89
Диалекты 56, 105, 204—207, 220, 315, 326, 328, 415
— микродиалекты 201, 207
Дивергенция морфологическая (см. Окраска, Половой дихроматизм)
— гибридизирующих форм 80, 133, 165, 166, 167—170, 173—175, 178—179, 197—198, 341, 342, 344, 371, 372, 374, 395, 398, 399, 404, 407, 413, 422, 431, 442
— репродуктивно изолированных близких видов 244—245, 263, 265—266, 280, 285—286, 295
Дивергенция этологическая (см. Эволюция коммуникативных систем, Акустическое поведение, Коммуникативные системы, Сигнальное поведение) 6, 319
— акустического поведения 57, 237, 242, 261, 293, 315, 326, 327
— коммуникативных систем 6, 56, 239, 243, 261, 306, 314, 315, 324—325, 327
— на аллопатрической стадии географического видообразования 242, 262, 281, 306, 314, 316, 331, 404
— на симпатрической стадии 243, 326—329
— социального поведения (см. Социальное поведение) 134—136, 155, 202, 218, 231, 292, 299, 307
Дистантная амбивалентность 89, 152
Дистанция индивидуальная 134, 201, 220, 255, 307

Зоны интрогрессии — см. Гибридные зоны: центр и зоны интрогрессии, Интрогрессия
Зоны вторичного контакта — см. Вторичного контакта зоны
Зоны гибридизации — см. Гибридные зоны
Зоны интерградации — см. Интерградации зоны
Зоны швов (suture zones) 22

Изолирующие барьеры 44
— прекопуляционные 5, 13, 39
— посткопуляционные 5, 13, 39, 40, 261—262, 316
Изолирующих механизмов концепция 5—6, 13, 29, 318—320
— адаптивности их гипотеза 13, 331
— генезис их 13—14
— критика концепции 13
— нарушение их 29, 70
— определение их 13
— совершенствования их гипотеза 15, 67, 327—329, 331
Изоляция
— биотопическая — см. Биотопическая сегрегация близких видов
— временна́я (сезонная, хронографическая) — см. Фенология гнездования
— географическая 41
— пространственная 41—45
— топографическая 41—46
— экологическая (см. Биотопическая сегрегация, Фенология гнездования, Факторы репродуктивной изоляции) 41
Изоляция репродуктивная — см. Факторы репродуктивной изоляции
— частичная, важность ее изучения 8, 47—48, 66, 74, 320
Имитации акустические — см. Песни имитативные
Импринтинг 49—50, 61, 115, 116, 224, 328, 335
— и становление вокализации в онтогенезе 116, 382
— переадресованный (на особей другого вида) 61, 335, 341, 346, 348, 358, 375, 380, 382, 413, 428
Индекс суммы окрасочных признаков — см.

Гибридный индекс
Интерградации зоны 19
— вторичной 19, 26, 36
— первичной 19, 27
— трудности классификации их 27, 28
Интрогрессия (см. Гибридизация интрогрессивная) 8, 15, 36, 75
— в периферических участках гибридной зоны (см. Гибридные зоны: центр и зоны интрогрессии) 16, 170, 391, 392, 424
— как поток чуждых генов из гибридной зоны в популяции родительских форм (см. Миграции чуждых генов, Гибриды: расселение) 383, 388, 391—393, 401, 416, 423, 424
— как обмен генами двух форм через ареал третьей 36, 392, 407

Кариотип 39, 116, 160, 195, 224, 240, 262, 305, 306, 314, 405, 421, 428
— как индикатор генетической несовместимости 39
Кладки смешанные 61, 335, 341, 348, 349, 381, 382, 403
Клины ступенчатые 26, **173**, **174**, 198—199, 391, 436
Колонии смешанные 43, 61, 227, 231, 238, 241, 286, 294, 335, 340—342, 348, 349, 375, 378
Коммуникативное поведение (см. Акустическое поведение, Сигнальное поведение, Коммуникативный процесс) 87—88, 179—181, 216—218, 230—232, 287—288
Коммуникативные системы
— дивергенция — см. Дивергенция коммуникативных систем
— изоморфизм их у близких видов 276, 323—324
— комбинаторный принцип организации 203, 289, 292
— объем понятия 59
— принципы описания 70, 73, 323
— принципы сопоставления 59, 73, 74, 187, 323—324
— связь с прочими морфо-биологическими характеристиками вида 59, 73
— системный характер различий у близкородственных форм 59, 149, 190, 235, 239, 252, 261, 292, 303, 306
— степень различий, необходимая и достаточная для поддержания репродуктивной изоляции 7, 243, 261, 276, 314, 316, 325, 333
— целостность 47, 59, 70—71, 235, 239, 316, 324, 326, 329
— эволюция — см. Эволюция коммуникативных систем
Коммуникативный процесс 56, 70—72
— импровизационное использование сигнальных средств 70—71, 101—103, 194, 203, 232
— пространственно-временнáя организация 71, 89, **102**, **106**, 107, 235, 237, 255—258, 292, 299
Коммуникация 69, 72, 317—318, 321—322
— детерминистическая модель 321
— диалоговая модель 58, 70, **72**
— единицы ее 73, 325
— как самоорганизующийся процесс (см. (Формирование пар) 70, **72**, 73, 322
— межвидовая 6, 69, 72, 317, 432
— эпигенетические трактовки 322
Комфортное поведение 59, 292
— псевдокомфортные реакции, их сигнальные функции 102, 180, 220, 258
Конвергенция признаков
— как адаптация к межвидовой коммуникации 432
— как указание на возможность гибридизации 266, 279, 342, 390, 399, 423
Конкуренция
— как гипотетический фактор дивергенции 42—44, 262
— межвидовая, из-за мест гнездования 335, 382
— из-за местообитаний 8, 42
— пищевая 8, 42
Копуляции 101—105, 152, 182, 203, 235, 257, 258, 270, 288—289, 292—**293**, 309
— внебрачные 60, 89, 231, 294, 381, 397, 398, 411, 416, 428, 440
— длительность, различия у близких видов **293**
— как ключевое взаимодействие 255, 322
— насильственные 346
— с неодушевленными предметами 88, 89, 136, 320
— синхронизация в плотных поселениях 288
— стадия подготовки 101—103, 152, 218, 258
Круг форм (Formenkreis) (см. Вид зоогеографический) 11

Локомоция
— как видовой опознавательный признак 261, 303—304, 306, 316
— как элемент сигнального поведения 91, 101, 136—137, 180, 183, 190, 202—203, 270, 299, 309—310

Местообитания
— антропогенные 59, 153, 222, 225—226, 397, 406
— в гетеро- и гомогенных ландшафтах 41, 43, 241
— гибридных популяций 38, **154**, 176, 191
— межвидовые различия в предпочтениях — см. Биотопическая сегрегация близких видов
— однотипность у близких видов 109, 112, 153, 191, 208, 222, 237—258, 277, 294, 304, 311
— оптимальные и субоптимальные 43, 153, 159
— сукцессии 59, 225—226, 426
Методологические подходы
— вероятностно-стохастический 318
— детерминистический 318
— комбинаторно-иерархический 53, 58
— преформистский 318
— редукционистский 318
— системный 318

— типологический 47, 53, 58
— эпигенетический 318, 322
Миграции сезонные как гибридогенный фактор 60, 194, 404, 406, 417
— модус расселения в ареалы родственных форм 192, 178—179
— различия в сроках у самцов и самок 60, **156**
Миграции чуждых генов (см. Интрогрессия) 36, 81, 83, 162, 163, 169, 201, 225, 355
Модели в классической этологии
— вакуумной активности 320
— ключа и замка 318—320, 328
— энергетические модели мотивации 320
Морфизмы 27
Мотивация — см. Модели в классической этологии

Надвид 19, 26, 38, **296**, 306, 361, 420
— второго порядка 196

Окраска 114, 115, 155, 265—267, 281—283, 285—286, 295, 307, 336
— гибридов — см. Гибриды: окраска
— изменчивость возрастная 50, 85, 123, 129, 132—133, 157, 159, 406
— — индивидуальная (см. Полиморфизм) 50, 77, **84**, 122, **123**, 124
— — сезонная 50, 123, 132
— направления эволюции 327
— различия у гибридизирующих форм 50—51, 76—80, 81—87, 116, 121—133, 183, 189—190, 197—198, 200, 209, 212, 218, 229, 341, 342, 371, 372, 392, 395, 398, 403, 404, 411, 422, 431, 440
Опознавание половых партнеров 48—52, 56, 114, 261, 281—283, 295, 305, 313—314, 316, 317, 329, 330
— в условиях свободного выбора 63, 115, 156, 223—224, 319
— как однократный акт 282
— как процесс 282—283
— роль индивидуального опыта 115—116, 329—330, 427
— роль сигналов с разным радиусом действия 283
— целостных образов (см. Гештальт) 49, 223, 261, 295, 316, 317
Отбор
— дизруптивный 48, 329
— против гибридов 15, 31, 66—67, 328—329, 394, 400, 432

Паравиды — см. Видов категории
Паразитизм гнездовой
— внутривидовой 346, 359, 411
— межвидовой, его гибридогенная роль (см. Кладки смешанные) 346, 357, 358, 360, 384
Парапатрия — см. Пространственные отношения популяций высоких рангов: парапатрия, Гибридизация парапатрическая, Гибридные зоны парапатрические
Пары брачные — см. Брачные пары
Песни 53, 56—57, 91, 94—100, 105, 108—109, 137, **144**, 187, **188**, 204—205, **206**, 207, 235, **236**, 249, 273, 275—276, 282—283
— гибридизирующих форм, сходство и различия 144—148, 149—150, 152, 188—189, 207, 220—221, 236, 250—253, 375, 381, 403, 404, 406, 412, 416, 418, 423, 427, 432
— гибридов 63, 156—159, 221, 327—328, 366, 381, 386, 396, 403, 405, 406, 412, 414, 425, 427, 430
— диалекты (см.)
— дивергенция 57, **250**, 252—253, 261, 315, 327—328
— дуэты антифональные 268, 273, **275**
— изменчивость внутрипопуляционная (см. Диалекты: микродиалекты) 105, 137, 145, 204, 251
— — в репертуаре особи **94—99**, 105, 107, **108**, 109, 156—157, 204, 220—221, 252, 273, **275**, **276**
— — географическая 105, **148**, **150**, 207
— — ситуационная (см. Песни: типологизация) 249, 251, 258
— имитативные 107, **108**, 138, **148**, **150**, 187, 252
— нивелирование межвидовых различий при гибридизации 115, 156—157, **158**, **159**, **221**, 241—242, 327—328, 439, 440
— онтогенез 141, **188**
— распознавание особью-реципиентом 56, 328—330
— роль акустической среды и обучения в их становлении 108, 223, 241, 315, 327, 328, 382
— самок 92—93, 101, 150, 249, 254, 258, 268, 273, 275, 299
— смешанные, с признаками разных видов 408, 410, 412, 414, 415, 437
— структура и организация 105, 207, 252—**253**, **254**, 275—276
— типологизация, условность ее **100**, 108—109, **142—143**, **146**, 147—148, 251—254, 301, **302**, 303
Поведение
— агонистическое 70, 71, 141, 182, 189, 194, 202, 217, 235, 237, 254, **257**, 268, 270, 287, 303, 308, 309, 320
— агрессивное 49, 70, 101, 134, 136, 204, 220, 237, 267, 308
— архетип 87
— гнездостроительное, его коммуникативные функции 59, 181—182, 216—218, 235, 237, 267—268
— демонстративное — см. Демонстрации
— изменчивость индивидуальная 89, 90, 93, 101, 103, 137, 151, 255
— — географическая (см. Песни: географическая изменчивость) 315, 326, 327, 328
— — ситуационная (см. Демонстрации: стереотипности степень, Взаимодействия социальные: отсутствие стереотипности, Коммуникация как самоорганизующийся процесс) 70—71, 321—322
— интерференция разных типов активностей 59, 89, **104**, 181, 187, 232, 235, 288

— коммуникативное — см. Коммуникативное поведение
— комфортное — см. Комфортное поведение
— континуальность 70, **90**, **137**, **138**, 187, 203, **217**, **233**, 246, **247**, **257**, **269**, 288, **297**, **298**, 299, 303
— моторика 64, 91, 136, 159, 183, 190, 218, 247, 251, 255, 261, 268, 270, 303, 325—326
— онтогенез 141, 149, 186
— оппортунистичность — см. Поведение: изменчивость ситуационная
— повседневное 136, 139, 202, 270, 271, 295, 301, 306, 307, 311, 314, 324
— половое — см. Формирование пар, Копуляция
— принципы описания 52—53, 68, 70—74
— — организации (см. Поведение: континуальность, уровни интеграции) 70—72, 246, 325
— родительское 246, 249, 268
— сигнальное — см. Сигнальное поведение
— территориальное — см. Территориальное поведение
— уровни интеграции 91, 137, 232, 246, 268—270
— экспрессивное 88, 89, 134, 152, 180, 181, 235, 270, 292
— элементарные составляющие — см. Элементарный двигательный акт
— эндогенные программы 48, 52, 56, 71, 103, 182, 283, 288
— ювенильное 92, 139, 140, 141, 142, 145, 147, 149, 186—187, 188, 248—249, 256, 261, 300, 306, 315
Позывки 139—141, 145, 187—189, 204—205, 218—220, 232, 234, 235, 249, 270, 271—273, 289—291, 293, 300—301, 309—312, 330
— в роли извещающей песни 189
— гибридизирующих форм, сходство и различия 145, 149, 219, 223, 237, 341, 366, 375, 381, 393, 399, 404, 406, 416, 418, 423
— как компонент песенных конструкций 142, 145, 148, 189, 204, 235, 252, 253, 271
— роль в онтогенезе песни 141, 188
Подвиды — см. Вид и подвид
Полигиния 89, 116, 136, 411, 416
Полиморфизм окраски (см. Окраска)
— гибридогенный 29, 86, 119, 162—164, 336, 342—343, 345, 348—349, 361, 372, 405, 406, 409, 410, 416
— дискретный генетический **29**, 50, **51**, 76—77, 80, 121, 123, 124, 162, **336**, 342, 348, 361
— клинальная изменчивость в соотношении морф 120, 121—122, 124
— ложный 29, 40, 127, 341, 344, 370, 372, 389
— сбалансированный 29, 116, 336
Половой дихроматизм
— различия у гибридизирующих форм 77, 165, 353, 394
Полувиды — см. Вид и подвид, «пограничные случаи»
Помощники межвидовые 61, 156
Популяции
— высоких рангов 6, 8, 12, 20, 21, 240, 338
— — — викарирующие 20, 22, 126, 196, 228, 241, 438
— смешанные 15, 26, 32, 42, 45, 51, 60, 156, 160, 215, 260, 279, 339—340, 345, 436
— — разреженные в межареальных пространствах (см. Пространственные отношения популяций высоких рангов: аллопарапатрия) 160, 169, 192, 211, 332—333, 384
Пороги реагирования, различия у близкородственных форм 101, 136, 239
Признаки 49
— высвобождения признаков гипотеза 327
— диагностические 17, 25, 27, 132, 133, 160, 178, 197—198, 265, 267, 281, 307
— морфологические у близких видов — см. Дивергенция морфологическая
— оологические 80, 132, 198, 245, 263, 286, 295
— опознавательные видовые 7, 44, 47, 67, 114, 244, 263, 277, 284, 295, 305, 313, 319, 327
— связь морфологических и поведенческих признаков 63, 157, 328, 427
— — размерных и окрасочных признаков 284
— смещения признаков гипотеза (см.)
Промискуитет 24, 25, 59, 61, 89, 288, 294, 346, 428, 429
— и множественное отцовство 411
Пространственные отношения между популяциями высоких рангов
— аллопатрия — см. Гибридизация аллопатрическая
— алло-парапатрия 12, 80, 86, 113, 115, 116, 169, 339, 354, 367, 377, 379, 381, 382, 415, 422, 433—437, 441
— классификация, условность ее **10**, 15—17
— семисимпатрия 8, **10**, 12, 339, 340—384, 386, 388—390, 392—401, 403—406, 408—414, 416—438, 440—444
— симпатрия (см. Симпатрия ложная) 8, **10**, 12, 339, 341—343, 348, 350, 352—354, 356—367, 369, 375, 378, 383, 384, 393—395, 399, 403, 408, 414, 415, 419, 425, 426, 430, 434—436, 438—442, 444

Репертуары сигнальных средств — см. Акустическое поведение, Поведение: моторика, Сигналы коммуникативные
Ретикулярная эволюция 30
Род (таксономическая категория)
— в широкой трактовке 243, 284, 295
— в узкой трактовке (подрод) 196, 243, 261, 276, 284
— гетерогенность и условность границ 243, 284, 295, 307, 314

Саморекламирование самцов 88, 135, 136—137, 187, 188, 190, 202, 251, 287, 299, 301, 303, 309

— как фактор их концентрации 180
— — — формирования смешанных демов 193, 202
Самоуничтожения репродуктивного гипотеза 27, 242
Секторы — см. Видов категории
Сигналы коммуникативные 59, 70
— акустические — см. Акустическое поведение
— ближнего действия 282—283
— визуальные — см. оптические
— гомологичные у близких видов — см. Гомологии в поведении
— динамические 49, 182
— дискретность и континуальность их 183, 187, **233**, 270, 323
— дистантные (см. Самореклaмирование самцов) 282—283, 299, 306, 323
— значение (семантика) 58, 70—71; 316
— комплексные вокально-оптические (полимодальные) (см. Демонстрации, Самореклaмирование самцов) 57—59, **65**, 189, 289, 299, 309
— модальность их как основа традиционных классификаций 47
— неаддитивность 47
— оптические 49—51, 114, **115**, 136, 155, 189, 218, 269, 292, 299
— полифункциональность 70, **71**, 73, 249, **257**
— статичные 49—52, 182, 189, 327
— стереотипности степень (см. Демонстрации, степень стереотипности) 70—71, 190
Сигнальное поведение (см. Акустическое поведение, Демонстрации, Сигналы коммуникативные)
— становление в эволюции 323
— иерархическая организация 53, 57—59, 70, 73, 91, 181
— изменчивость индивидуальная 66, 101, 103, 109, 151, 324
— — ситуационная 66, 91, 103, 151, 289, 324
— комбинаторный принцип организации и степени свободы 66, 187, 189—190, 203, 232, 235, 239, 261, 289, 292, 309, 323
— сходство и различия у гибридизирующих форм 66, 91—109, 136—152, 181—191, 218—221, 232—237, 324
— — — — у репродуктивно изолированных близких видов 246—258, 268—276, 288—293, 299—304, 309—311, 325
— функция самореклaмирования — см. Самореклaмирование самцов
Сигнальное поле биологическое — см. Биологическое сигнальное поле
Симпатрия ложная (псевдосимпатрия) **10**, 41, 389
Скрещивания (см. Смешанные пары)
— ассортативности степень в смешанных и гибридных популяциях 15, 50, 66, 86, 87, 115, 116, 132—133, 193, 242, 332, 341, 344, 345, 348, 356, 370—371, 373, 378, 379, 391, 394, 399, 400, 403, 410, 432, 440
— — — у полиморфных видов 50, 124
— возвратные 27, 31, 63, 174, 176, 200, 224, **242**, 331, 332, 335, 349, 353, 355, 357, 359, 363, 366—368, 377, 380, 393, 394, 397, 398, 400, 409, 411, 416, 419, 420, 425, 426, 429, 438, 440, 442
— инконгруэнтные 15
— конгруэнтные 15
— между гибридами inter se 27, 30, 31, 133, 171—174, 224, 335, 349, 350, 355, 359, 367, 380, 393, 394, 400, 411, 419, 426, 442
— обратные — см. возвратные
Смешанные пары 73, 156, 193, 194, 216, 230, 239, 316, 321, 339, 344, 349, 360, 374, 380, 393, 394, 397, 412, 414, 418, 422, 437
— временные 194, 224, 322, 379, 396, 398, 420
— степень постоянства 240, 322—323, 361, 378, 380, 381, 406, 415
— успех размножения 115, 116—117, 195, 224, 340, 342—344, 349, 362, 369, 370—372, 375—378, 380, 382, 386, 398, 404, 406, 409—412, 414—416, 419, 420, 428, 432, 439, 440, 443
Смещения признаков гипотеза 6, 44, 53, 56, 241, 262—263, 265, 276, 281, 284, 326—329, 424
— критика 44, 282, 329, 331
— несоответствие ее эмпирическим данным 53, 56, 262, 276, **280**, 281, 327—328, 409, 432, 439
Соотношение полов 60, 359, 439
— неравное, гибридогенная роль 60, 61
— у гибридов — см. Гибриды: соотношение полов
Социальная организация (см. Дивергенция этологическая, Социальное поведение)
Социальное поведение 88—91
— подобие (изоморфизм) у близких видов 134
— различия у гибридизирующих форм 134—136, 230—231, 342, 375
— — у репродуктивно изолированных близких видов 245—246, 299, 307—308
Стимулы
— взаимозаменяемость 47
— генерализация ответа на них 59, 193, 320, 332
— — — в половом поведении 159, 320
— динамика восприятия их (см. Поведение: эндогенные программы) 47, 52
— знаковые 49, 58
— значимые 48
— неравнозначность с «признаками» 52
— релизерные 52, 58, 281, 295
— «стимул—реакция» принцип, неадекватность его 318, 322
— суммация их 47
— суперстимул 282
Стимуляция социальная 72
— как модификатор поведения членов дема 88, 288

Субъективизм оценок
— доли гибридов в популяции 9, 16, 17

— степени этологических различий между таксонами 58—59, 68
— таксономического статуса популяций высоких рангов (см. Вид: условность границ, Вид и подвид, «пограничные случаи») 9, 11—12, 16, 17, 32, 33, 39—40, 76, 119—121, 165, 196—197, 211, 228, 240, 440

Таксономические решения
— отсутствие единой системы критериев 9, 240
— принципиальная недостижимость универсальной классификации 12, 240—241
Территориальное поведение 101, 134, 135, **138**, **203**, 216, 249, **257**, 301
— изменчивость внутрипопуляционная (ситуационная) 88
— различия у близкородственных форм 101, 109, 150—151, 202, 237, 254, 299, 303
— самок 93, 101, 134, 259, 268, 287, **297**
Территориальность
— круглогодичная у оседлых видов 245—246, 267—268
— межвидовая 50—51, 216, 259, 282, 283, 311, **321**, 440
Территория (см. Участок обитания)
— временная (на пролете) 134
— качество 88, 159
— многолетняя связь с ней у особей перелетных видов 88, 112, 159
— освоение 59
— охрана 134, 135—136, 180, 216, 267
— патрулирование границ 88, 93, 134—135, 180, 249
— принципы выбора, осуществляемого самками 88, 114—115
— размеры 135, 180, 201, 268
— рекламирование ее самцами (см. Саморекламирование самцов) 135, 180, 249
Тока — см. Близкие виды: смешанные тока

Ультрагибридизация 14
Усыновление неконспецифических особей 61
Участок обитания 135, 180, 246, 268, 287

Факторы репродуктивной изоляции
— генетические (см. Изолирующие барьеры посткопуляционные, Гибриды: стерильность) 240, 306, 316
— классификации их 38—39
— экологические 26, 41, 154, 191—192, 208—209, 222, 237—238, 240, 241, 260, 278, 279, 406, 437
— этологические 115, 155—156, 193, 209, 223, 239, 251, 261, 279—284, 294—295, 305, 313—314, 315, 319
Факторы, способствующие гибридизации 48, 59—61
— антропогенные (см. Гибридизация в результате интродукций, с домашними породами; Местообитания антропогенные) 59, 346, 397, 406, 426
— демографические — см. Демографические факторы, их гибридогенная роль
— экологические 43, 45
— этологические 60—61, 331—335
Филопатрия 38, 112, 193, 332, 334, 380
Формирование пар 89, 93, 101, 135, 150, 156, 202—203, 216—218, 231, 235, 237, 255—258, 287, 335
— интервал до начала гнездования 45, 246, 283
— как длительный процесс 89, 180, **256**, 322
— как процесс самоорганизации 71, 156, 181
— кормление самцом самки 180—181, 194, 287, 359
— на зимовках 45, 60, 352, 355, 358
— на пролете 180, 194, 358
— настройка взаимная партнеров 116, 156, 194, 322
— отсутствие стереотипной схемы 101—102, 151, 156, 180—181, 194, 216
Фрустрация 89

Центры социальной активности (см. Биологическое сигнальное поле) 71, 79
— смена их во времени **72**

Эволюция
— сетчатая — см. Ретикулярная эволюция
— сопряженная близких видов, гипотетичность ее (см. Смещения признаков гипотеза) 7, 41—45, 242, 262, 305, 315—316, 319, 326—331
— филетическая 243
Эволюция коммуникативных систем
— вне связи с потребностями репродуктивной изоляции 56, 73, 242, 262, 305, 315—316
— как ненаправленный стохастический процесс 56, 316
— на основе преобразования структурных связей 59, 73, 239, 325
— неравномерность преобразований акустического и моторного поведения 261, 315, 324—325, 341, 381, 393, 431
Экологическая ниша 42
Эксперимент полевой в этологии 31, 49
— артефакты 52, 282
— ограничения 49, 51, 282
— с лишением птиц голоса 66, 328
— с перекрашиванием птиц 51, 66, 319
— с подстановкой чучел 50—51, 270, 281—282, 308
— с предъявлением фонограмм 56
Элементарный двигательный акт (ЭДА) 70, 73, 91, 93, 181, **182**, 190, 218, **219**, 232, 235, 246, 268, 288, 292, 303, 315
Этограммы 323
Этология
— и таксономия 323, 326
— и эволюционная теория 46—48, 323
— классическая 58, 318, 323
— смена исследовательских программ 56, 58, 68, 322—323
— сравнительная 47—48, 52, 68, 319, 323, 325, 326

Указатель латинских названий родов птиц

Acanthis 11, 16, 328, 441—446, 449, 469
Acanthiza 414, 456
Accipiter 361—362, 473
Acestrura 385
Acrocephalus 26, 42, 412—413, 458, 468
Actinodura 408, 464
Aechmorphus 341
Agapornis 457
Agelaius 430—431, 432, 479
Aglaiocercus 385
Aix 350, 357, 360
Alauda 25, 396—397
Alectoris 367, 456, 462, 472, 479, 483
Alisterus 382, 383
Amazilia 385, 387
Ammodramus 434, 436, 471
Ammomanes 321
Ammospiza 435, 472
Anas 31, 37, 40, 63, 64, 350—361, 451, 457—459, 461—463, 465—467, 468, 470, 471, 475, 477—479
Anodorhynchus 382
Anser 346—348, 468, 482
Anthracothorax 385, 387
Anthropoides 369—370
Anthus 26, 321, 418
Aprosmictus 382
Apus 146, 150
Aquila 362, 446
Ara 482
Aratinga 464
Archilochus 385—386, 387, 388, 469
Ardea 344—345, 465, 469
Artamus 419
Astrapia 402
Aytya 346, 350, 351, 356—360, 451, 454, 457, 460, 462, 468, 470, 480, 482, 483

Barnardius 382, 383
Boissonneua 386, 387
Bonasa 364, 382
Branta 51, 347—348, 461, 467, 468, 482
Bucanetes 75, 307—314, 451
Bucephala 358, 359, 455, 461
Budytes 38, 418—419, 446
Bugeranas 369—370
Buteo 362
Butorides 345

Cacatua 382—383, 462
Calamonaster 413
Calandrella 146, 150
Calidris 373, 457, 473, 485
Calliope 305
Callipepla 367—369, 480
Calliphlox 386, 387
Calocitta 399
Calypte 385, 386—388, 483
Camarhynchus 438, 439
Camaroptera 413
Campephaga 408
Campethera 391, 475
Canachites 364, 469, 482
Cannabina 150
Carduelis 62, 442, 443, 444, 459, 463, 473, 476, 481, 482
Carphibius 345
Carpodacus 314, 443, 444, 482
Cassidix 431
Catharacta 71, 374—375, 485
Cathartes 361
Catharus 40, 460
Celeus 391, 478
Centrocercus 364, 366, 485
Centropus 384
Centurus 391, 477
Cerchneis 284, 448
Certhia 408
Certhidea 438, 439
Ceyx 388, 479, 482
Chalcomitra 422
Chalybura 386, 460
Charadrius 372
Chen 51, 347—349
Chlidonias 379, 454, 482
Chlorestes 386, 387, 388
Chloris 441—444
Chlorophanes 419—420
Chlorophoneus 419—420
Chlorostilbon 386, 387
Chrysolampis 385, 387
Chrysolophus 368, 459
Chrysomitris 469
Chrysoptilus 391
Chrysuronia 385, 387
Cicinnurus 402
Ciconia 11
Cinclosoma 408
Cisticola 413
Cladorhynchus 374
Climacteris 408
Coeligena 387
Colaptes 31, 391—392, 463, 478
Colinus 367—368, 480
Colius 388
Colluricincla 416, 461
Coloeus 399, 450
Columba 381, 450, 472, 476
Colymbus 466
Conirostrum 434, 477
Contopus 395, 396, 474, 476, 478
Coracias 108, 389, 458
Coragyps 361
Corvus 399—400, 456, 468, 472—474, 480, 485

Coryphospingus 435
Cossypha 409, 481
Coturnix 477
Craspedophora 402, 403
Crossoptilon 368
Criniger 408—409
Cyanerpes 434
Cyanocitta 400
Cyanocompsa 435, 438, 458
Cyanocorax 400—401
Cyanomitra 422
Cyanoloxia 435
Cyanistes 446, 451
Cyanoramphus 383
Cyanosylvia 305
Cygnus 349
Cynanthus 385, 387, 456

Dafila 451
Daphoenositta 28, 407, 478
Delichon 11, 50, 397, 398, 461, 482
Dendragapus 364, 366, 369, 485
Dendrocopos 392—393, 455, 458, 468, 475, 476
Dendrocygna 349, 458
Dendroica 424—425, 426, 455, 465, 474, 478
Dendropicos 393
Dicaeum 423
Dicrurus 398
Diglossa 434, 463
Diomedea 342
Diphyllodes 402
Dryodromas 413

Egretta 344—345, 469
Elaenia 395
Emberiza 11, 74, 196—226, 435, 447, 449, 450, 452, 469, 470, 472
Empidonax 395, 396, 478
Empidonomus 396
Eolophus 383
Ephippiorhynchus 467
Epimachus 402
Eremophila 321
Eriocnemis 387
Erithacus 458
Estrilda 430
Eudocimus 345, 387, 475
Eudyptes 340
Eugenes 385, 387
Eugenia 387
Euphagus 431, 432
Euphonia 433
Eupodotis 371

Falcipennis 364
Falco 75, 108, 284—295, 363, 471, 483
Ficedula 11, 319, 416—417, 454, 462, 471, 480
Florida 345
Francolinus 363
Fringilla 314, 443, 473
Fulica 370—371, 460, 461

Galbula 389
Galerida 321
Gallinago 373
Gallinula 370, 371
Gallus 368—369
Garrulax 408
Gavia 340
Gelochelidon 379, 380
Gennaeus 369
Geopelia 381, 382
Geophaps 462
Geospiza 50, 439—440, 463, 475
Geothlypis 425, 426
Glareola 477, 485
Granativora 370
Grus 370
Guiraca 440, 441
Gymnorhina 401

Haematopus 372, 455, 466
Halcyon 388
Heliangelus 386, 387, 388
Helianthea 387
Heliodoxa 387
Heterocercus 394, 395
Himantopus 374, 474
Hippolais 26, 413, 451
Hirundo 11, 397—398, 452, 461, 470, 482
Hoplopterus 372—373
Hylocharis 385, 386, 387
Hylocichla 460
Hypochera 429

Icterus 431—432, 459, 473
Indicator 390
Iridoprocne 398

Jabiru 467
Jacana 371
Junco 435—436, 438, 460, 472
Jynx 391, 460, 478

Lafresnaya 387
Lagopus 364—367, 464, 469, 475
Lampornis 385, 386, 387
Laniarius 420
Lanius 11, 12, 25, 74, 165—196, 322, 420—421, 448, 450, 451, 453, 456, 463, 467, 469, 470, 473, 480, 482
Larus 16, 19, 32—37, 60, 65, 335, 338, 375—379, 454—457, 460, 462, 463, 465, 466, 467, 476, 481—483
Legatus 396
Lesbia 385, 387, 388
Leucochloris 387
Leucophoyx 345
Leucosticte 443, 482
Lobibyx 373
Locustella 11, 413—414, 450
Lonchura 430, 466, 482
Lophophanes 451
Lophophaps 381
Lophorina 402
Lophornis 387
Lophortyx 368, 369
Lophura 369
Loxia 443, 444, 481, 482
Luscinia 252, 409, 451, 480
Lybius 389—390, 478

Lyrurus 365—367, 369, 464, 475, 477

Macronectes 342, 457, 466, 478
Malurus 414—415
Manacus 394, 395, 479
Manorina 421—422, 462
Megapodius 363
Melanerpes 391, 393
Melanitta 359, 360
Melanotrochilus 387
Melidectes 422
Melierax 362
Melirrhophetes 422
Melospiza 436, 438, 460
Mergus 359, 360, 469, 481
Milvus 362, 481, 483
Mimus 409
Mirafra 297
Mniotilta 425, 474
Monticola 75, 295—306, 409—410, 472, 476
Motacilla 11, 25, 321, 419, 454, 459, 460, 470, 477
Muscivora 396, 459
Myarchus 468
Myzantha 422

Nectarinia 422, 456, 480
Neositta 29 (см. Daphoenositta)
Netta 357, 358, 360, 454, 458, 466, 468, 474
Numenius 373, 445
Numida 477
Nycticorax 345, 465
Nyroca 447, 451, 466

Ochrospiza 444, 482
Odontospiza 455
Oenanthe 11, 25, 74, 75, 76—164, 244—262, 305, 321, 328, 331, 410, 473, 475, 479, 480, 482
Oporornis 425, 426, 427, 456
Oreomanes 434, 477
Oreopteryx 369
Oriolus 398
Orocetes 295
Oryzoborus 436, 438
Otus 384
Oxyura 360

Pachyptila 342—343, 459
Pagodroma 343
Panaeola 422
Paradigalla 402, 403
Paradisaea 402, 403
Pardalotus 423, 477, 478, 483
Parotia 402, 403
Parula 426
Parus 11, 319, 328, 330, 403—406, 449, 455, 457, 460, 462, 465—467, 469, 472, 475—477
Passer 226—240, 241, 243, 332, 335, 427—429, 446, 447, 451—455, 457, 458, 463, 466, 467, 469, 472, 473, 476, 477, 479—481
Passerculus 434, 436
Passerherbulus 435, 436, 471
Passerina 440—441, 468, 478, 479, 481

Pediocetes 23, 57, 63, 320, 364, 366, 367
Periparus 470
Pernis 362
Petrochelidon 397—398, 470
Petroica 417
Petronia 321, 447
Petrophassa 381
Petrophila 295
Phalacrocorax 344, 479
Phasianus 364, 365, 367, 369
Pheucticus 441, 454, 468, 483
Philomachus 373
Phoenicopterus 459
Phoeniculus 389
Phoenicurus 305, 410, 457, 467, 468, 476
Phylloscopus 26, 321, 414, 457, 462, 477, 485
Picoides 393, 478
Picus 393—394
Pinicola 443, 444, 482
Pionites 383, 464, 473
Pipilo 436—437
Pipra 394, 395
Piranga 433
Pitta 396
Platycercus 382, 383, 467
Ploceus 429
Pluvialis 373, 456, 458
Podiceps 341, 480
Poecile 451
Poephila 484
Pogonilius 390, 475
Poicephalus 383
Polemistria 317
Pooecetes 437, 438
Prinia 414
Propyrrhula 482
Psaltiparus 406, 475
Psilorhinus 401
Psittacula 383—384
Pteroglossus 390
Ptilonorhynchus 401
Ptiloris 403
Ptyonoprogne 146, 150
Puffinus 343, 468
Pycnonotus 409, 470, 479
Pyrgitopsis 429
Pyrrhocorax 108, 401, 470, 479
Pyrrhula 444

Quiscalus 432

Rallus 371
Ramphocelus 433, 473, 478
Ramphomicron 385, 387, 388
Regulus 415—416, 455, 481
Remiz 406—407, 447
Rhodopechys 482
Riparia 397, 398
Ryania 415

Saxicola 305, 410, 447
Scolopax 373
Scotocerca 321
Seiurus 425, 426, 478

Selasphorus 385, 386, 388
Selenidera 390
Seleucides 402, 403
Sericornis 415
Sericulus 401
Serinus 62, 443, 444, 463, 466
Setophaga 426
Sialia 410—411, 463, 476
Sitta 75, 262—284, 319, 321, 460, 473, 475, 482
Somateria 357, 360, 361, 481
Sphecopheres 398, 461
Sphyrapicus 31, 394, 467
Spinus 441, 442, 443, 444
Spiza 440, 441
Spizella 437—438
Sporophila 436, 438, 458, 473
Steganura 429
Stellula 385, 386, 388
Stercorarius 375, 458, 463
Sterna 54—56, 379—380, 448, 450, 457, 468, 474, 485
Stictopelia 382
Streptopelia 381—382, 459, 465, 469
Sturnella 31, 432, 468, 476, 481
Sublegatus 396
Suiriri 396
Sula 344
Sylvia 414
Syma 388, 389

Tachybaptus 341
Tachyeres 361, 469
Tadorna 354, 361, 469
Taeniopygia 483
Tangara 433—434
Teleonema 395
Terpsiphone 29, 417—418, 475
Tetraenura 429
Tetrao 63, 365—367, 369, 467, 475, 477
Textor 429
Thalurania 386, 387, 388
Thraupis 434, 465
Threskiornis 345—346
Tragopan 369
Trichoglossus 384
Tricholaema 390
Tringa 373
Trochalopteron 408
Trochilus 462
Turdoides 408
Turdus 25, 305, 306, 411—412, 461, 462
Tympanuchus 23, 57, 63, 320, 366, 367, 369
Tyrannus 396, 459

Uraeginthus 430, 462
Uragus 482
Uria 380—381, 456, 458
Urocynchramus 482

Vanellus 373, 474
Vermivora 51, 63, 426—427, 458, 478
Vidua 429—430, 474
Vireo 424
Viridibucco 390

Wilsonia 426, 427

Xanthocephalus 431, 432
Xenorhynchus 467

Zonotrichia 436, 438, 460, 471, 474
Zosterops 424, 463

От автора . 3

Введение 5

1 Глава **Репродуктивная изоляция и гибридизация: краткая история и современное состояние проблемы** 8

I.I. Определение основных понятий 8
1.1.1. Взаимодействующие популяции 8
1.1.2. Изолирующие барьеры 13
1.1.3. Гибридизация 14
1.2. Естественная гибридизация у птиц 17
1.2.1. Естественная гибридизация у птиц и факторы, влияющие на оценку распространенности этого явления 18
1.2.1А. Распределение случаев отдаленной гибридизации по разным регионам 20
1.2.1Б. Распределение случаев отдаленной гибридизации по разным подразделениям класса Птиц 23
1.2.1В. Другие факторы, влияющие на оценки частоты отдаленной гибридизации 25
1.2.2. Влияние гибридизации на внутривидовую изменчивость и на структуру видов 27
1.2.3. Возможная роль гибридизации в эволюции птиц 29
1.3. Факторы репродуктивной изоляции 38
1.3.1. Пространственная изоляция 41
1.3.2. Сезонная (хронографическая) изоляция 45
1.3.3. Этологическая изоляция 46
1.3.3А. Общее состояние вопроса и недостатки традиционных подходов 46
1.3.3Б. Представления о механизмах опознавания конспецифического полового партнера 48
Роль статичных оптических признаков 49
Роль акустических сигналов 52
Роль комплексных вокально-оптических сигналов 57
1.4. Факторы, способствующие гибридизации 59
1.5. Поведение гибридов в плане возможности их участия в репродукции 61
1.6. О роли этологических факторов в судьбе гибридных зон 66

2 Глава **Методологические принципы в изучении этологической изоляции** 69

3 Глава **Сравнительный анализ биологии и поведения форм, гибридизирующих в зонах вторичного контакта** 76

3.1. Группа черных каменок Oenanthe picata (Blyth, 1847) 76
3.1.1. Фенотипический облик популяций и состав размножающихся пар в разных участках ареала черных каменок 81
3.1.2. Сравнительный анализ поведения форм picata, opistholeuca и capistrata 87
3.1.2А. Принципиальная схема социальных процессов в гнездящихся популяциях каменок рода Oenanthe 88
3.1.2Б. Структурный анализ сигнального поведения черных каменок 91
3.1.2В. Сходство и различия в организации основных типов взаимодействий у трех форм черных каменок 93
3.1.2Г. Сходство и различия в вокализации трех форм черных каменок 105
3.1.3. Резюме: обзор возможных факторов репродуктивной изоляции и причин неэффективности изолирующих барьеров 109
3.1.3А. Экологические факторы 109
3.1.3Б. Этологические факторы 114

3.1.3В. Генетические факторы 116
3.2. Плешанка Oenanthe pleschanka (Lepechin, 1770) — испанская, или черно-пегая, каменка O. hispanica (Linnaeus, 1758) 119
3.2.1. Фенотипический облик и состав размножающихся пар в чистых и гибридных популяциях плешанки и испанской каменки 121
3.2.1А. Фенотипический состав популяций плешанки, аллопатричных по отношению к ареалу испанской каменки 121
3.2.1Б. Фенотипический состав популяций испанской каменки, аллопатричных по отношению к ареалу плешанки 124
3.2.1В. Фенотипический состав популяций в зонах контакта плешанки и испанской каменки 125
3.2.2. Сравнительный анализ поведения плешанки и испанской каменки 134
3.2.2А. Особенности социальных взаимоотношений в популяциях плешанки и испанской каменки 134
Пространственные отношения в популяциях испанской каменки . . . 134
Пространственные отношения в популяциях плешанки 135
3.2.2Б. Структурный анализ сигнального поведения испанской каменки и плешанки 136
3.2.2В. Сходство и различия в акустической сигнализации плешанки и испанской каменки 148
3.2.2Г. Сходство и различия в характере взаимодействий между самцами и самками у плешанки и испанской каменки 150
3.2.3. Резюме: обзор возможных факторов репродуктивной изоляции и причин неэффективности изолирующих барьеров 152
3.2.3А. Экологические факторы 153
3.2.3Б. Этологические факторы 155
3.2.3В. Генетические факторы 160
3.3. Европейский жулан Lanius collurio Linnaeus, 1758 — туркестанский жулан L. phoenicuroides (Schalow, 1875) — даурский жулан L. isabellinus speculigerus Taczanowski, 1847 165
3.3.1. Фенотипический облик популяций жуланов и состав размножающихся пар в зонах вторичного контакта 165
3.3.1А. Гибридизация европейского и туркестанского жуланов в Иране и Копетдаге 165
3.3.1Б. Гибридизация европейского и туркестанского жуланов в северо-западном и северном Казахстане 168
3.3.1В. Зона интеградации европейского и туркестанского жуланов в восточном Казахстане 171
3.3.1Г. Гибридизация европейского и даурского жуланов в южном Алтае?
3.3.2. Сравнительный анализ поведения европейского, туркестанского и даурского жуланов 179
3.3.2А. Принципиальная схема социальных и коммуникативных систем у сорокопутов «группы жуланов» 180
3.3.2Б. Структурный анализ сигнального поведения сорокопутов «группы жуланов» 181
3.3.2В. Сходство и различия в сигнальных компонентах репродуктивного поведения европейского, туркестанского и даурского жуланов . . . 189
3.3.3. Резюме: обзор возможных факторов репродуктивной изоляции и причин неэффективности изолирующих барьеров 191
3.3.3А. Экологические факторы 191
3.3.3Б. Этологические факторы 193
3.3.3В. Генетические факторы 195
3.4. Черноголовая овсянка Emberiza melanocephala Scopoli, 1769 — желчная овсянка E. bruniceps Brandt, 1841 196
3.4.1. Фенотипический облик популяций в зоне вторичного контакта черноголовой и желчной овсянок и за ее пределами 198
3.4.2. Особенности социального и сигнального поведения желчной и черноголовой овсянок 201
3.4.3. Резюме: обзор возможных факторов репродуктивной изоляции и причин неэффективности изолирующих барьеров 207
3.5. Обыкновенная овсянка Emberiza citrinella Linnaeus, 1758 — белошапочная овсянка E. leucocephalos Gmelin, 1771 211
3.5.1. Фенотипический облик популяций в аллопатрических участках ареалов обыкновенной и белошапочной овсянок и в зоне их симпатрии 212
3.5.2. Сравнительный анализ поведения белошапочной и обыкновенной овсянок 216

3.5.2А.	Общая схема социального и коммуникативного поведения обыкновенной и белошапочной овсянок	216
3.5.2Б.	Сигнальное поведение обыкновенной и белошапочной овсянок	218
3.5.3.	Резюме: обзор возможных факторов репродуктивной изоляции и причин и неполной эффективности	222
3.5.3А.	Экологические факторы	222
3.5.3Б.	Этологические факторы	223
3.5.3В.	Генетические факторы	224
3.6.	Черногрудый воробей Passer hispaniolensis (Temminck, 1820) — домовый воробей P. domesticus (Linnaeus, 1758) — индийский воробей P. indicus (Jarbine et Selby, 1831)	226
3.6.1.	Фенотипический состав популяций в зонах симпатрии черногрудного воробья с домовым и индийским	228
3.6.2.	Сравнительный анализ поведения черногрудого, домового и индийского воробьев	230
3.6.2А.	Принципиальная схема социального и коммуникативного поведения	230
3.6.2Б.	Структурный анализ сигнального поведения индийского и черногрудого воробьев	232
3.6.2В.	Сходство и различия в видовых системах сигнализации	235
3.6.3.	Резюме: обзор возможных факторов репродуктивной изоляции	237
3.6.3А.	Экологические факторы	237
3.6.3Б.	Этологические факторы	239
3.6.3В.	Генетические факторы	239
3.7.	Заключение	240
4 Глава	**Родственные симпатрические виды, не вступающие в гибридизацию**	243
4.1.	Белошапочная черная каменка Oenanthe picata capistrata Gould, 1865 — черношейная каменка O. finschii (Heuglin, 1869)	244
4.1.1.	Сравнительный анализ поведения черношейной и белошапочной черной каменок	245
4.1.1А.	Общая схема поведения на протяжении годового цикла	245
4.1.1Б.	Структурный анализ сигнального поведения черношейной каменки	246
4.1.1В.	Сходство и различия в репертуарах сигнальных средств у черношейной и белошапочной черной каменок	251
4.1.1Г.	Сходство и различия в организации ключевых взаимодействий у черношейной и белошапочной черной каменок	255
4.1.2.	Резюме: обзор факторов репродуктивной изоляции	259
4.1.2А.	Экологические факторы	259
4.1.2Б.	Этологические факторы	261
4.2.	Малый скальный поползень Sitta neumayer Michahelles, 1830 — большой скальный поползень S. tephronota Sharpe, 1872	262
4.2.1.	Фенотипический облик аллопатрических и симпатрических популяций малого и большого скальных поползней	263
4.2.2.	Сравнительный анализ поведения малого и большого скальных поползней	267
4.2.2А.	Общая схема социального поведения	267
4.2.2Б.	Моторика коммуникативного поведения как генератор оптических сигналов	268
4.2.2В.	Акустическая сигнализация	271
4.2.3.	Резюме: обзор факторов репродуктивной изоляции	277
4.2.3А.	Экологические взаимоотношения двух видов скальных поползней в зонах симпатрии	277
4.2.3Б.	Этологическая изоляция	279
4.3.	Обыкновенная пустельга Falco tinnunculus Linnaeus, 1758 — степная пустельга F. naumanni Fleischer, 1818	284
4.3.1.	Сравнительный анализ поведения обыкновенной и степной пустельг	287
4.3.1А.	Общая схема социального и коммуникативного поведения	287
4.3.1Б.	Структурный анализ сигнального поведения	288
4.3.1В.	Сходство и различия в структуре сигнализации и в коммуникативном поведении обыкновенной и степной пустельг	292
4.3.2.	Резюме: взаимная индифферентность обыкновенной и степной пустельг — главный фактор их автономного существования	294
4.4.	**Синий каменный дрозд** Monticola solitarius (Linnaeus, 1758) — пестрый каменный дрозд M. saxatilis (Linnaeus, 1766)	295

4.4.1. Сравнительный анализ поведения синего и пестрого каменных дроздов 299
4.4.1А. Общая схема социальных взаимодействий на протяжении репродуктивного цикла 299
4.4.1Б. Репертуар сигнальных средств у синего и пестрого каменных дроздов 299
4.4.1В. Основные различия в сигнальном поведении синего и пестрого каменных дроздов 303
4.4.2. Резюме: факторы, обеспечивающие автономность существования синего и пестрого каменных дроздов 304
4.5. Толстоклювый пустынный снегирь Bucanetes githagineus (Lichtenstein, 1823) — монгольский пустынный снегирь B. mongolicus (Swinhoe, 1870) 307
4.5.1. Сравнительный анализ поведения толстоклювого и монгольского пустынных снегирей 307
4.5.1А. Общая схема социальных взаимодействий в предгнездовой и гнездовой периоды 307
4.5.1Б. Структурный анализ поведения пустынных снегирей 309
4.5.1В. Различия в сигнальном поведении толстоклювого и монгольского пустынных снегирей 309
4.5.2. Резюме: факторы, обеспечивающие автономность существования толстоклювого и монгольского пустынных снегирей 311
4.6. Заключение 314

5 Глава Взаимоотношения дивергировавших популяций: этологические аспекты и микроэволюционные последствия 317
5.1. Этологические аспекты репродуктивных отношений между дивергировавшими популяциями 317
5.5.1. Модель «ключа и замка» и концепция «этологических изолирующих механизмов» 318
5.1.2. Принцип «вакуумной активности» и другие факторы, способствующие межвидовой гибридизации 320
5.1.3. Сравнительно-этологическое изучение таксономически близких форм 323
5.2. Эволюционные аспекты репродуктивных отношений между дивергировавшими популяциями 325
5.2.1. Гипотеза «смещения признаков» и вопрос о возможности усиления этологических преград в зонах вторичного контакта 326
5.2.2. Этологические закономерности формирования гибридных популяций 331
5.2.2А. Парапатрические гибридные зоны 332
5.2.2Б. Симпатрические скопления гибридов 334
5.2.3. Эволюционные последствия интрогрессивной гибридизации 336

Приложение. Аннотированный перечень таксонов ранга мегаподвидов-видов, для которых описана или предполагается гибридизация в природе . . . 338
Отряд Пингвинообразные — Sphenisciformes . . . 340
Сем. Пингвины — Spheniscidae . . . 340
Отряд Гагарообразные — Gaviiformes . . . 340
Сем. Гагаровые — Gaviidae . . . 340
Отряд Поганкообразные — Podicipediformes . . . 341
Сем. Поганковые — Podicipedidae . . . 341
Отряд Трубконосые — Procellariiformes . . . 342
Сем. Альбатросовые — Diomedeidae . . . 342
Сем. Буревестниковые — Procellariidae . . . 342
Отряд Веслоногие — Pelecaniformes . . . 344
Сем. Олушевые — Sulidae . . . 344
Сем. Баклановые — Phalacrocoracidae . . . 344
Отряд Аистообразные — Ciconiiformes . . . 344
Сем. Цаплевые — Ardeidae . . . 344
Сем. Ибисовые — Threskiornithidae . . . 345
Отряд Гусеобразные — Anseriformes . . . 346
Сем. Утиные — Anatidae . . . 346
Отряд Соколообразные — Falconiformes . . . 361
Сем. Американские грифы — Cathartidae . . . 361
Сем. Ястребиные — Accipitridae . . . 361
Сем. Соколиные — Falconidae . . . 363

Отряд Курообразные — Galliformes 363
Сем. Сорные куры — Megapodiidae 363
Сем. Тетеревиные — Tetraonidae 364
Сем. Фазановые — Phasianidae 367
Отряд Журавлеобразные — Gruiformes 369
Сем. Журавлиные — Gruidae 369
Сем. Пастушковые — Rallidae 370
Сем. Дрофиные — Otididae 371
Отряд Ржанкообразные — Charadriiformes . . . 371
Сем. Якановые — Jacanidae 371
Сем. Кулики-сороки — Haematopidae . . . 372
Сем. Ржанковые — Charadriidae 372
Сем. Бекасовые — Scolopacidae 373
Сем. Шилоклювковые — Recurvirostridae . . . 374
Сем. Тиркушковые — Glareolidae 374
Сем. Поморниковые — Stercorariidae 374
Сем. Чайковые — Laridae 375
Сем. Чистиковые — Alcidae 380
Отряд Голубеобразные — Columbiformes 381
Сем. Голубиные — Columbidae 381
Отряд Попугаеобразные — Psittaciformes 382
Сем. Попугаевые — Psittacidae 382
Отряд Кукушкообразные — Cuculiformes 384
Сем. Кукушковые — Cuculidae 384
Отряд Совообразные — Strigiformes 384
Сем. Настоящие совы — Strigidae 384
Отряд Стрижеобразные — Apodiformes 384
Сем. Колибри — Trochilidae 384
Отряд Птицы мыши — Coliiformes 388
Сем. Птицы мыши — Coliidae 388
Отряд Ракшеобразные — Coraciiformes 388
Сем. Зимородковые — Alcedinidae 388
Сем. Древесные ракши — Coraciidae 389
Сем. Древесные удоды — Phoeniculidae 389
Отряд Дятловые — Piciformes 389
Сем. Якамаровые — Galbulidae 389
Сем. Бородатковые — Capitonidae 389
Сем. Медоуказчиковые — Indicatoridae 390
Сем. Тукановые — Ramphastidae 390
Сем. Настоящие дятловые — Picidae 391
Отряд Воробьинообразные — Passeriformes 394
Сем. Манакиновые — Pipridae 394
Сем. Тиранновые — Tyrannidae 395
Сем. Питтовые — Pittidae 396
Сем. Жаворонковые — Alaudidae 396
Сем. Ласточковые — Hirundinidae 397
Сем. Дронговые — Dicruridae 398
Сем. Иволговые — Oriolidae 398
Сем. Вороновые — Corvidae 399
Сем. Флейтовые птицы — Cracticidae 401
Сем. Беседковые птицы — Ptilonorhynchidae . . 401
Сем. Райские птицы — Paradisaeidae 401
Сем. Синицевые — Paridae 403
Сем. Длиннохвостые синицы — Aegiphalidae . . 406
Сем. Ремезовые — Remizidae 406
Сем. Поползневые — Sittidae 407
Сем. Пищуховые — Certhiidae 408
Сем. Тимелиевые — Timaliidae 408
Сем. Личинкоедовые — Campephagidae 408
Сем. Короткопалые дрозды — Pycnonotidae . . 408
Сем. Пересмешниковые — P imidae 409
Сем. Дроздовые — Turdidae 409
Сем. Славковые — Sylviidae 412
Сем. Корольковые — Regulidae 415
Сем. Мухоловковые — Muscicapidae 416
Сем. Трясогузковые — Motacillidae 418

Сем. Ласточковые сорокопуты — Artamidae 419
Сем. Сорокопутовые — Laniidae 419
Сем. Медососы — Meliphagidae 421
Сем. Нектарницевые — Nectariniidae 422
Сем. Цветоедовые — Dicaeidae 423
Сем. Белоглазковые — Zocteropidae 424
Сем. Виреоновые — Vireonidae 424
Сем. Американские славковые — Parulidae 424
Сем. Ткачиковые — Ploceidae 427
Сем. Американские иволги — Icteridae 430
Сем. Танагровые — Thraupidae 433
Сем. Американские цветочницы — Coeribidae 434
Сем. Вьюрковые — Fringillidae 434

Литература 445

Предметный указатель 488

Указатель латинских названий родов птиц . 497

	Author's preface .	3
	Introduction . . .	5
1 Chapter	**Reproductive isolation and hybridisation: Historical notes and current state of problem** . . .	8
1.1.	Terminology and definitions of main concepts . . .	8
1.1.1.	Interacting populations . . .	8
1.1.2.	Isolating barriers . . .	13
1.1.3.	Hybridisation . . .	14
1.2.	Hybridisation above subspecies level: Extent of regularity and character of distribution in Class Aves . . .	18
1.2.A.	Hybridisation in different zoogeographical regions . . .	20
1.2.B.	Hybridisation in different avian taxa . . .	
1.2.C.	Other factors relevant to estimation of regularity and scale of hybridisation . . .	25
1.2.2.	Influence of hybridisation on intraspecific variability and on taxonomic differentiation . . .	27
1.3.	Factors of reproductive isolation . . .	38
1.3.1.	Spatial isolation . . .	41
1.3.2.	Temporal isolation . . .	45
1.3.3.	Ethological isolation . . .	46
1.3.3A.	Current state of ethological isolation concept and limitations of accepted approaches . . .	46
1.3.3B.	Contemporary opinions of mechanisms of conspecific sex partners recognition . . .	48
1.4.	Factors facilitating hybridisation . . .	59
1.5.	Behaviour of hybrids as a factor of their participation in reproduction . . .	61
1.6.	Can ethological data contribute to predictions about future of hybrid zones? . . .	66
2 Chapter	**Methodological principles in study of ethological isolation** .	69
3 Chapter	**Comparative analysis of behavioural biology of taxa hybridising in secondary contact zones** . . .	76
3.1.	Complex «Eastern pied wheatear», Oenanthe picata . . .	76
3.1.1.	Phenotypic composition of populations and of mating pairs in different parts of breeding range . . .	81
3.1.2.	Comparative analysis of three forms of Eastern pied wheatear (picata, opistholeuca and capistrata) behaviour . . .	87
3.1.2A.	General outline of social processes in breeding populations of wheatears of genus Oenanthe . . .	88
3.1.2B.	Structural analysis of signal behaviour of three forms of Eastern pied wheatear . . .	91
3.1.2C.	Resemblance and differences in organization of main types of social interactions in three forms of Eastern pied wheatear . . .	93
3.1.2D.	Resemblance and differences in acoustic behaviour of three forms of Eastern pied wheatear . . .	105
3.1.3.	Summary: Review of potential factors of reproductive isolation and causes of ineffectivity of isolating barriers . . .	109
3.1.3A.	Ecological factors . . .	109
3.1.3B.	Ethological factors . . .	114

3.1.3C.	Genetical factors	116
3.2.	Pied wheatear, Oenanthe pleschanka — Black-eared wheatear, O. hispanica	119
3.2.1.	Phenotypic composition of demes and of mating pairs in «pure» and mixed / hybrid populations	121
3.2.1A.	Pure populations of Pied wheatear	121
3.2.1B.	Pure populations of Black-eared wheatear	124
3.2.1C.	Phenotypic composition of mixed / hybrid populations	125
3.2.2.	Comparative analysis of Pied and Black-eared wheatears behaviour	134
3.2.2A.	Features of social interrelations in populations of Pied and Black-eared wheatears	134
	Spatial organization in Pied wheatear populations	134
	Spatial organization in Black-eared wheatear populations	135
3.2.2B.	Structural analysis of signal behaviour	136
3.2.2C.	Resemblance and interspecific differences in acoustic behaviour	148
3.2.2D.	Resemblance and differences in male-female interactions in Pied and Black-eared wheatears	150
3.2.3.	Summary: Review of potential factors of reproductive isolation and causes of ineffectivity of isolating barriers	152
3.2.3A.	Ecological factors	153
3.2.3B.	Ethological factors	155
3.2.3C.	Genetical factors	160
3.3.	Red-backed shrike, Lanius collurio — Turkestan shrike, Lanius phoenicuroides — Daurian isabelline shrike, Lanius isabellinus speculigerus	165
3.3.1.	Phenotypic character of populations and composition of mating pairs in secondary contact zones	165
3.3.1A.	Hybridisation between Red-backed and Turkestan shrikes in Iran and Kopetdag	165
3.3.1B.	Hybridisation between Red-backed and Turkestan shrikes in NW and N Kazahstan	168
3.3.1C.	Red-backed × Turkestan shrike hybrid zone in E Kazahstan	171
3.3.1D.	Hybridisation between Red-backed and Daurian isabelline shrikes in S Altai	176
3.3.2.	Comparative analysis of Red-backed, Turkestan and Daurian isabelline shrikes behaviour	179
3.3.2A.	General outline of social and communication systems of small palearctic shrikes	180
3.3.2B.	Structural analysis of signal behaviour of small shrikes	181
3.3.2C.	Resemblance and differences in signal components of reproductive behaviour of Red-backed, Turkestan and Daurian isabelline shrikes	189
3.3.3.	Summary: Review of potential factors of reproductive isolation and causes of ineffectivity of isolating barriers	191
3.3.3A.	Ecologial factors	191
3.3.3B.	Ethological factors	193
3.3.3C.	Genetical factors	195
3.4.	Black-headed bunting, Emberiza melanocephala — Red-headed bunting, Emberiza bruniceps	196
3.4.1.	Phenotypic characters of pure and mixed / hybrid populations	198
3.4.2.	Features of social and signal behaviour	201
3.4.3.	Summary: Review of potential factors of reproductive isolation and causes of ineffectivity of isolating barriers	207
3.5.	Yellowhammer, Emberiza citrinella — Pine bunting, E. leucocephalos	211
3.5.1.	Phenotypic composition of pure and mixed / hybrid populations	212
3.5.2.	Comparative analysis of Yellowhammer and Pine bunting behaviour	216
3.5.2A.	General outline of social and communication behaviour	216
3.5.2B.	Signal repertoires	218
3.5.3.	Summary: Review of potential factors of reproductive isolation and causes of their incomplete effectiveness	222
3.5.3A.	Ecological factors	222
3.5.3B.	Ethological factors	223
3.5.3C.	Genetical factors	224
3.6.	Spanish sparrow, Passer hispaniolensis — House sparrow, P. domesticus — Indian sparrow, P. indicus	226

3.6.1.	Phenotypic composition of sympatric populations of Spanish — House and Spanish — Indian sparrows	228
3.6.2.	Comparative analysis of Spanish, House and Indian sparrows behaviour	230
3.6.3A.	General outline of social and communication behaviour	230
3.6.2B.	Structural analysis of signal behaviour	232
3.6.2C.	Resemblance and differences in species-specific signalling systems	235
3.6.3.	Summary: Review of potential factors of reproductive isolation and causes of local breakdown of isolating barriers	237
3.6.3A.	Ecological factors	237
3.6.3B.	Ethological factors	239
3.6.3C	Genetical factors	239
4 Chapter	**Related non-hybridising sympatric species**	243
4.1.	White-crowned eastern pied wheatear, Oenanthe picata capistrata — Finsch's wheatear, O. finschii	244
4.1.1.	Comparative analysis of White-crowned eastern pied and Finsch's wheatears behaviour	245
4.1.1A.	General outline of behaviour dynamics during annual cycle	245
4.1.1B.	Structural analysis of Finsch's wheatear behaviour	246
4.1.1D.	Resemblance and differences in species-specific signal repertoires	255
4.1.2.	Summary: Review of factors of reproductive isolation	259
4.1.2A.	Ecological factors	259
4.1.2B.	Ethological factors	261
4.2.	Lesser rock nuthatch, Sitta neumayer — Greater rock nuthatch, S. tephronota	262
4.2.1.	Phenotypic character of allopatric and sympatric populations	263
4.2.2.	Comparative analysis of Lesser and Greater rock nuthatches behaviour	267
4.2.2A.	General outline of social behaviour	267
4.2.2B.	Motor components of behaviour as a generator of communication signals	268
4.2.2C.	Acoustic behaviour	271
4.2.3.	Review of factors of reproductive isolation	277
4.2.3A.	Ecological relations between two rock nuthatches species	277
4.2.3B.	Ethological isolation	279
4.3.	Kestrel, Falco tinnunculus — Lesser kestrel, F. naumanni	284
4.3.1.	Comparative analysis of Kestrel and Lesser kestrel behaviour	287
4.3.1A.	General outline of social and communication behaviour	287
4.3.1B.	Structural analysis of signal behaviour	288
4.3.1C.	Resemblance and differences in signal and communication behaviour of two kestrel species	292
4.3.2.	Summary: Mutual interspecific indifference as a main factor of autonomous existence of two kestrel species	294
4.4.	Blue rock-thrush, Monticola solitarius — Rock-thrush, M. saxatilis	295
4.4.1.	Comparative analysis of Blue rock-thrush and Rock-thrush behaviour	299
4.4.1A.	General outline of social behaviour during reproductive cycle	299
4.4.1B.	Species-specific signal repertoires	299
4.4.1C.	Main differences in Blue rock-thrush and Rock-thrush behaviour	303
4.4.2.	Summary: Factors of autonomous existence of two rock-thrushes species	304
4.5.	Trumpeter bullfinch, Bucanetes githagineus — Mongolian desert bullfinch, B. mongolicus	307
4.5.1.	Comparative analysis of Trumpeter and Mongolian desert bullfinches behaviour	307
4.5.1A.	General outline of social behaviour dynamics during annual cycle	307
4.5.1B.	Structural analysis of Trumpeter and Mongolian desert bullfinches behaviour	309
4.5.1C.	Differences in signal behaviour of Trumpeter and Mongolian desert bullfinches	309
4.5.2.	Summary: Factors of autonomous existence of Trumpeter and Mongolian desert bullfinches	311

5 Chapter Interrelations of diverged populations: behavioural events and microevolutionary consequences 317
5.1. Behavioural aspects of reproductive interpopulation interactions 317
5.1.1. «Key and lock» model and conception of «ethological isolating mechanisms» 318
5.1.2. Principle of «vacuum activity» and other factors encouraging «interspecific» hybridisation 320
5.1.3. Comparative ethological studies of closely related species 323
5.2. Evolutionary aspects of reproductive interrelationships between diverged populations 325
5.2.1. Hypothesis of «character displacement»: is there the possibility of ethological differences reinforcement in secondary contact zones? 326
5.2.2. Ethological reasons for the hybrid populations formation 331
5.2.2A. Parapatric hybrid zones 332
5.2.2B. Hybrid swarms 334
5.3. Evolutionary consequences of introgressive hybridisation 336

Appendix. Annotated list of taxa of the levels of megasubspecies, semispecies and species hybridising in the wild 338

Bibliography . 445

Subject index 488

Index of scientific names of avian genera . 497

Научное издание

Панов Евгений Николаевич

ГИБРИДИЗАЦИЯ И ЭТОЛОГИЧЕСКАЯ ИЗОЛЯЦИЯ У ПТИЦ

Утверждено к печати
Институтом эволюционной морфологии
и экологии животных им. А. Н. Северцова
Академии наук СССР

Редактор издательства
Г. М. Орлова
Художник
Н. И. Шевцов
Художественный редактор
Н. Н. Власик
Технический редактор
Т. А. Калинина
Корректор
Н. П. Гаврикова

ИБ № 39585

Сдано в набор 10.01.89
Подписано к печати 09.08.89
Т-13811. Формат $60\times90^{1}/_{16}$
Бумага офсетная № 1
Гарнитура литературная
Печать офсетная. Фотонабор
Усл. печ. л. 41,28. Усл. кр.-отт. 41,28. Уч.-изд. л. 46,5
Тираж 950 экз. Тип. зак. 1184
Цена 8 р. 80 к.

Ордена Трудового Красного Знамени
издательство «Наука»
117864, ГСП-7, Москва, В-485,
Профсоюзная ул., 90

Ордена Трудового Красного Знамени
Первая типография издательства «Наука»
199034, Ленинград, В-34, 9 линия, 12